ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 79

9

СЕНТЯБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
1994

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Ответственный редактор номера *К. Л. Виноградова*

Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *Н. Ф. Соколова*
Корректоры *Ф. Я. Петрова* и *Е. В. Шестакова*

Изготовление оригинал-макета в Компьютерном издательском центре «Наука»
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12
Тел.: (812) 213-35-59

Компьютерная верстка *В. В. Некрасовой*

ЛР № 020297 от 27.11.91 г.

Сдано в набор 11.07.94. Подписано к печати 5.12.94. Формат $70 \times 100^1/_{16}$.
Гарнитура таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 10.70.
Усл. кр.-отт. 11.10. Уч.-изд. л. 12.50. Тираж 789. Тип. зак. 420. С 938.

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, В-34, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.9 (571.66)

В. В. Петровский, Т. В. Плиева

ФЛОРА ЛЕНО-ОЛЕНЕКСКОГО ВОДОРАЗДЕЛА (СЕВЕРНАЯ ЯКУТИЯ)

V. V. PETROVSKY, T. V. PLIEVA. THE FLORA OF WATERSHED OF THE OLENEK AND THE LENA RIVERS (NORTHERN YAKUTIA)

Рассмотрена локальная флора (ЛФ) сосудистых растений территории в западной части кряжа Чекановского на водоразделе рек Оленек и Лены.

В июле 1989 г. авторы посетили район Северной Якутии, расположенный в междуречье рек Оленек и Лены (71°40′ с. ш.) и включающий в себя водораздел бассейнов этих рек, а также водораздел р. Келимер (правого притока р. Оленек) и рек Хатыстах и Хотугу-Мастах (левых притоков р. Лены). На территории около 300 км^2 была обследована флора сосудистых растений и выявлено 228 видов. В дальнейшем эта локальная флора (ЛФ) именуется как ЛФ «Р. Келимер». В ландшафте исследованного района сочетаются широкая долина р. Келимер, ориентированная с юго-востока на северо-запад, и западная оконечность кряжа Чекановского, резко обрывающаяся крутыми склонами к долине. Перепады высот составляют 300—400 м (днище долины имеет отметку 75 м над ур. м., максимальные отметки водораздельной части кряжа — 350—450 м). В этом сравнительно небольшом диапазоне высот прослеживается быстрая и нередко резкая смена растительных сообществ, которая особенно отчетливо проявляется на склонах краевого массива кряжа, обращенных к долине р. Келимер. Доминирующие в долине редколесья из *Larix cajanderi*, как правило, не поднимаются выше 150 м. Выше этого уровня на пологих участках обычны кочкарные и бугорковые травяно-кустарничковые тундры с *Eriophorum vaginatum, Betula exilis, Salix pulchra, Ledum decumbens, Vaccinium uliginosum, V. vitis-idaea* и др. На более крутых и сильнее дренированных участках еще отмечаются разные варианты травяно-кустарничковых тундр с доминированием *Dryas punctata.* Верхние части склонов и плоские участки водораздела в зависимости от степени дренированности заняты пятнистыми осоково-дриадовыми тундрами (с *Carex arctisibirica*) или травяно-лишайниковыми сообществами с *Cetraria cucullata, Alectoria ochroleuca, Cornicularia divergens* и др. На левобережной части долины р. Келимер повсеместно наблюдается чередование лесных и тундровых сообществ: более дренированные участки близ водотоков заняты редколесьями, депрессии и плоские гривы — кустарниковыми и травяными тундрами. В депрессиях доминируют *Carex concolor, Eriophorum polystachyon,* на гривах — *Betula exilis, Salix pulchra, S. fuscescens, Ledum decumbens*. Лиственничные редколесья довольно однообразны по составу и строению. На террасах и пологих склонах под разреженным пологом *Larix cajanderi* (сомкнутость 0.2) в кустарниковом ярусе доминируют *Betula exilis, Salix pulchra,* довольно часты и обильны *Salix fuscescens, Ledum decumbens, Vaccinium uliginosum, V. vitis-idaea.* В моховом ярусе господствуют *Aulacomnium palustre* и *A. turgidum,* а местами обильны *Dicranum* sp. sp. и *Polytrichum* sp. sp. Очень редко среди мхов отмечаются не-

многочисленные экземпляры *Ranunculus lapponicus, Pedicularis lapponica, Nardosmia frigida, Rubus chamaemorus, Arctagrostis latifolia.* На крутых береговых склонах под пологом лиственниц не наблюдается выраженной ярусности. Здесь спорадически встречаются *Alnus fruticosa, Juniperus sibirica, Salix boganidensis, Polygonum tripterocarpum, Stellaria peduncularis, Ribes triste, Rosa acicularis, Empetrum subholarcticum, Chamerion angustifolium.* Наибольшее флористическое разнообразие отмечается на молодых пойменных террасах, аллювиях и в щебнистых травяных тундрах на склонах и вершинах. Экологическая приуроченность каждого вида приводится далее.

Cystopteris fragilis (L.) Bernh. — очень редко, на щебнистых осыпях, у скал.

Equisetum arvense L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm. — обычно, по берегам водотоков, на сырых аллювиях, в полосах стока.

E. fluviatile L. — нечасто, в озерках поймы.

E. variegatum Schleich. — нередко, на аллювиях рек и ручьев.

Lycopodium selago L. subsp. *arcticum* Tolm. — очень редко, в тундрах верхнего пояса гор.

Larix cajanderi Mayr — обычно, образует редкостойные леса и редины на склонах и террасах.

Juniperus sibirica Burgsd. — очень редко, на южных склонах в листвягах.

Sparganium hyperboreum Laest. — нечасто, в озерках поймы.

Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. — обычно, от пойм до вершин на сухих дренированных местообитаниях.

H. pauciflora R. Br. — обычно, в сырых травяных сообществах в депрессиях поймы, вокруг озерков.

Alopecurus alpinus Smith subsp. *borealis* (Trin.) Jurtz. — нередко, на аллювиях, у водотоков.

Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal. — обычно, на сухих склонах, песчаных террасах.

A. latifolia (R. Br.) Griseb. — обычно, в сырых депрессиях, у водотоков, снежников, в полосах стока.

Calamagrostis holmii Lange — обычно, на речных террасах, эродированных береговых склонах, у тракторных колей.

C. langsdorffii (Link.) Trin. — нечасто, на пойменных террасах у подножий южных склонов.

C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., C. A. Mey. et Scherb. — нередко, на перегибах террас и пологих склонах.

Poa alpigena (Blytt) Lindm. — обильно, на аллювиях рек.

P. alpigena subsp. *colpodea* (Th. Fries) Jurtz. et Petrovsky — редко, на сырых аллювиях.

P. arctica R. Br. — обычно, в сырых депрессиях, на аллювиях, у водотоков, снежников.

P. glauca Vahl — обычно, на аллювиях рек, у скал, в щебнистых тундрах, на осыпях.

Dupontia fisheri R. Br. — обычно и нередко обильно, в сырых депрессиях поймы.

D. psilosantha Rupr. — нечасто, на сырых аллювиях рек.

Arctophila fulva (Trin.) Anderss. — обычно, в озерках, по сырым берегам речек.

Puccinellia borealis Swall. — очень редко, на песчаных террасах.

Festuca brachyphylla Schult. et Schult. f. — обычно, на речных террасах, склонах и вершинах сопок.

F. rubra L. — обычно, на песчаных аллювиях.

Bromus pumpellianus Scribn. — обычно и обильно, на песчаных террасах поймы, на осыпях южных склонов, у скал.

Roegneria borealis (Turcz.) Nevski — нечасто, на аллювиях.

R. jacutensis (Drob.) Nevski — нередко, на аллювиях.

R. macroura (Turcz.) Nevski — редко, на аллювиях.

Eriophorum brachyantherum Trautv. et Mey. — нечасто, по краям сырых депрессий, в полосах стока.

E. polystachyon L. — обычно, в сырых депрессиях пойменных террас, озерных котловин.

E. russeolum Fries — нечасто, в сырых депрессиях.

E. scheuchzeri Hoppe — нередко, на сырых аллювиях, по берегам озерков, проток.

E. vaginatum L. — обычно, доминирует в кочкарно-бугорковых кустарниково-пушицевых тундрах на больших площадях.

Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol. — нередко, на уступах южных склонов.

K. sibirica Turcz. ex Ledeb. — встречен однажды на склоне сопки.

Carex appendiculata (Trautv. et Mey.) Kük — очень редко, у водотоков, на аллювиях.

C. arctisibirica (Jurtz.) Czer. — обычно, доминирует на террасах и склонах, в том числе в дриадовых и кустарничковых тундрах.

C. atrofusca Schkuhr. — редко, в сырых депрессиях.

C. capillaris L. — очень редко, на песчаных аллювиях реки.

C. chordorrhiza Ehrh. — обычно, местами обильно, в сырых депрессиях вокруг озерков.

C. fuscidula V. Krecz. ex Egor. — нечасто, на пойменных террасах и в полосах стока.

C. marina Dew. — редко, в сырых депрессиях.

C. maritima Gunn. — очень редко, на речных аллювиях.

C. misandra R. Br. — редко, на пойменных террасах.

C. rariflora (Wahl.) Smith — нередко и местами обильно, в сырых депрессиях по берегам озерков.

C. redowskiana C. A. Mey. — нередко и местами обильно, в сырых местах.

C. rupestris Bell. ex All. — нередко, в щебнистых тундрах на склонах и вершинах.

C. saxatilis L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela — редко, по краям озерков и сырых проток.

C. aquatilis Wahlenb. subsp. *stans* (Drej.) Hult. — обычно, доминирует в сырых депрессиях вместе с *Eriophorum polystachyon* и *Dupontia fisheri*.

C. vaginata Tausch. — обычно, в листвягах и кустарниково-травяных сообществах, у снежников.

Juncus albescens (Lange) Fern. — нечасто, в сырых депрессиях поймы.

J. arcticus Willd. — редко, на песчаных аллювиях.

J. biglumis L. — нечасто, на пятнах суглинка, у водотоков, на сырых аллювиях.

J. leucochlamys Zing. ex V. Krecz. — нередко, по краям депрессий, в старых дорожных колеях, на сырых аллювиях.

Luzula confusa Lindb. — нередко, в тундрах на склонах, сухих террасах и вершинах.

L. nivalis (Laest.) Spreng. — нередко, в кустарниково- и кустарничково-травяных тундрах, у водотоков и снежников.

L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil. — нечасто, в тундрах на вершинах и склонах.

Lloydia serotina (L.) Reichenb. — обычно, в тундрах на склонах и вершинах, у снежников.

Corallorrhiza trifida Chat. — найден однажды в листвяге.

Salix alaxensis Covil. — обычно и нередко обильно, на пойменных террасах.

S. boganidensis Trautv. — обычно, в поймах, у водотоков, на южных склонах в листвягах.

S. fuscescens Anderss. — обычно, в сырых листвягах, у озер, в депрессиях поймы.

S. glauca L. — обычно, по берегам рек, ручьев, озер, на склонах.

S. hastata L. — обычно, по берегам водотоков, на пойменных террасах.

S. lanata L. subsp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvorts. — обычно, на пойменных террасах.

S. polaris Wahlenb. — редко, у снежников и водотоков.

S. pulchra Cham. — обычно, широко — от пойм до вершин сопок.

S. reptans Rupr. — редко, в сырых депрессиях поймы.

S. reticulata L. — нередко, у снежников и водотоков.

S. saxatilis Turcz. ex Ledeb. — обычно, на речных террасах, дренированных склонах.

S. sphenophylla A. Skvorts. — нечасто, на щебнистых склонах и вершинах.

Betula exilis Sukacz. — обычно, широко — от пойм до вершин сопок.

Alnus fruticosa Rupr. — обычно, по берегам рек, у ручьев, в листвягах.

Oxyria digyna (L.) Hill. — нечасто, у водотоков, снежников, на аллювии.

Rumex acetosa L. subsp. *pseudoxyria* Tolm. — нечасто, на склонах южных экспозиций.

R. arcticus Trautv. — редко, в сырых депрессиях, у снежников.

R. graminifolius Lamb. — нередко, на песчаных аллювиях.

Polygonum laxmannii Lepech. — нередко, на песчаных аллювиях, осыпях.

P. tripterocarpum A. Gray — обычно, в листвягах, кустарниковых и кустарничковых тундрах.

P. viviparum L. — обычно, в поймах, у водотоков и снежников.

Claytonia arctica Adams — редко, в кустарничково-травяных тундрах на склонах и вершинах.

Вид представлен желтоцветковой формой.

Stellaria ciliatosepala Trautv. — обычно, широко — от пойм до тундр верхнего пояса гор.

S. peduncularis Bunge — редко, на южных склонах, в сухих листвягах.

Cerastium beeringianum Cham. et Schecht. — нечасто, на склонах сопок.

C. jenisejense Hult. — нередко, на речных аллювиях.

Sagina intermedia Fenzl — редко, на речных аллювиях.

Minuartia arctica (Stev. et Ser.) Graebn. — нередко, в тундрах на склонах и вершинах.

M. macrocarpa (Pursh) Ostenf. — редко, в тундрах, у снежников.

M. rubella (Wahlenb.) Hiern. — нечасто, на щебнистых склонах и вершинах.

M. stricta (Sw.) Hiern. — очень редко, в сырых депрессиях пойм.

M. verna (L.) Hiern. — нередко, на аллювиях, осыпях, щебнистых склонах.

Arenaria formosa Fisch. ex DC. — редко, на щебнистых южных склонах.

Silene paucifolia Ledeb. — редко, на щебнистых склонах.

Gastrolychnis affinis (J. Vahl) Tolm. et Kozhanchikov — нередко, на аллювиях, береговых обрывах.

G. apetala (L.) Tolm. et Kozhanchikov — редко, на аллювиях.

G. angustiflora Rupr. subsp. *tenella* (Tolm.) Tolm. et Kozhanchikov — редко, в пойме реки.

Caltha arctica R. Br. — обычно, в сырых депрессиях, по берегам озерков, стариц.

Delphinium chamissonis G. Pritz. ex Walp. — редко, на пойменных террасах, осыпных склонах.

Anemone sylvestris L. subsp. *ochotensis* (Fisch. ex Pritz.) Petrovsky — нередко, на пойменных террасах среди кустарников.

Pulsatilla flavescens (Zucc.) Juz. — очень редко, на южных склонах у вершин гряд.

Ranunculus affinis R. Br. — редко; вид представлен двумя экологическими расами: первая встречается в сырых депрессиях в осоково-пушицевых сообществах, вторая — на дренированных склонах.

R. gmelinii DC. — редко, в озерках поймы.

R. hyperboreus Rottb. — редко, на сырых аллювиях, в лужах.

R. jacuticus Ovcz. — очень редко, на аллювиях и пойменных террасах.

R. lapponicus L. — обычно и обильно, в сырых листвягах, у водотоков.

R. nivalis L. — нечасто, у водотоков и снежников.

Thalictrum alpinum L. — нечасто, в евтрофных травяных и травяно-кустарничковых тундрах на склонах и террасах.

Papaver lapponicum (Tolm.) Nordh. subsp. *orientale* Tolm. — редко, на аллювиях, сырых сопках, у снежников и водотоков.

Corydalis arctica M. Pop. — нечасто, у снежников и водотоков.

Braya humilis (C. A. Mey.) Robins. subsp. *arctica* (Böcher) Rollins — редко, на аллювиях реки.

Descurainia sophioides (Fisch.) O. E. Schulz — редко, на аллювиях, на местах старых стойбищ и стоянок.

Erysimum pallasii (Pursh) Fern. — нечасто, на речных террасах, щебнистых склонах, оползнях.

Cardamine bellidifolia L. — нечасто, у водотоков, снежников, на вершинах в щебнистых тундрах.

C. pratensis L. subsp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz — нечасто, в сырых депрессиях, на аллювиях, у водотоков.

Arabis septentrionalis N. Busch — нечасто, на щебнистых склонах и вершинах.

A. umbrosa Turcz. — нередко, на аллювиях.

Eutrema edwardsii R. Br. — нередко, в сырых депрессиях, у водотоков и снежников.

Parrya nudicaulis (L.) Regel — нередко, в листвягах, тундрах, у снежников.

Draba alpina L. — редко, у снежников.

D. arctica Vahl — редко, на щебнистых склонах, на песчаных аллювиях.

D. fladnizensis Wulf — редко, на щебнистых склонах.

D. glacialis Adams — редко, у снежников, на речных террасах.

D. eschscholtzii Pohle — редко, во влажных пятнистых тундрах верхнего пояса гор.

D. hirta L. — обычно, на пойменных террасах, аллювиях, у водотоков.

D. pauciflora R. Br. — редко, в полосах стока, у снежников.

D. pilosa DC. — редко, в щебнистых тундрах верхнего пояса гор.

D. pseudopilosa Pohle — редко, в полосах стока.

D. subcapitata Simm. — редко, на щебнистых вершинах, у скал.

Rhodiola rosea L. — нечасто, на щебнисто-мелкоземистых склонах.

Saxifraga nelsoniana D. Don — нечасто, у водотоков, в листвягах и пойменных кустарниках.

S. caespitosa L. — редко, в щебнистых тундрах на вершинах.

S. cernua L. — нередко, в сырых и умеренно влажных тундрах, у водотоков.

S. foliolosa R. Br. — редко, в сырых депрессиях.

S. hieracifolia Waldst. et Kit. — редко, в умеренно влажных тундрах.

S. hirculus L. — нечасто, в сырых депрессиях, у водотоков, в полосах стока.

S. nivalis L. — редко, на щебнистых склонах и вершинах.

S. oppositifolia L. — нечасто, в щебнистых тундрах на вершинах.

Вид представлен формой, переходной между типичной расой и расой, относимой к subsp. *smalliana*.

S. radiata Small — нечасто, в сырых депрессиях на пойменных террасах.
S. setigera Pursh — очень редко, на щебнистых вершинах.
S. spinulosa Adams — нечасто, на осыпях южных склонов.
S. tenuis (Wahl.) H. Smith — редко, у снежников, среди россыпей камней.
Chrysosplenium alternifolium L. — обычно, у водотоков, снежников.
Parnassia palustris L. — редко, в поймах, у водотоков.
Ribes triste Pall. — нередко, в листвягах на южных склонах, на пойменных террасах.
Rubus arcticus L. — обычно, на южных склонах, на пойменных террасах в кустарниках, у водотоков.
R. chamaemorus L. — обычно, в листвягах и кустарниково-осоково-пушицевых бугорковых тундрах.
Potentilla arenosa (Turcz.) Juz. — нередко, на южных склонах, у скал.
P. crebridens Juz. subsp. *hemicryophila* Jurtz. — редко, у скал, на щебнистых склонах.
P. gorodkovii Jurtz. — нечасто, у скал, на щебнистых склонах.
P. hyparctica Malte — редко, на склонах в травяных тундрах.
P. nivea L. subsp. *mischkinii* (Juz.) Jurtz. — редко, у скал, на щебнистых склонах.
P. stipularis L. — обычно, на пойменных террасах, осыпных склонах.
P. uniflora Ledeb. — редко, на щебнистых вершинах и склонах, у скал.
Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle — нередко, у снежников, на северных склонах у вершин.
Dryas punctata Juz. — обычно, доминирует во многих типах тундровых сообществ на склонах и вершинах.
Sanguisorba officinalis L. — нередко, на пойменных террасах.
Rosa acicularis Lindl. — нередко, в листвягах на южных склонах, на сухих пойменных террасах.
Astragalus alpinus L. — обычно, широко — от пойм до вершин гор.
A. frigidus (L.) A. Gray subsp. *parviflorus* (Turcz.) Hult. — обычно, на пойменных террасах, у водотоков.
A. norvegicus Grauer — нередко, на пойменных террасах.
A. umbellatus Bunge — нередко, в тундрах на склонах и пойменных террасах.
Oxytropis adamsiana (Trautv.) Jurtz. — обычно, на склонах и пойменных террасах.
O. deflexa (Pall.) DC. — редко, на дренированных пойменных террасах, сухих теплых склонах.
O. middendorffii Trautv. s. str. — редко, на пойменных и горных террасах.
O. nigrescens Pall. — обычно, на щебнистых склонах и вершинах.
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz. et Tell. — обычно, широко — от пойм до вершин гор.
Vicia multicaulis Ledeb. — редко, на песчаных пойменных террасах.
Linum perenne L. — редко, на песчаных пойменных террасах.
Empetrum subholarcticum V. Vassil. — обычно, в листвягах и кустарниковых тундрах.
Chamerion angustifolium (L.) Holub — редко, на осыпях, в сухих листвягах.
C. latifolium (L.) Holub — обычно, на галечниках, песчаных террасах, сухих склонах.
Pachypleurum alpinum Ledeb. — обычно, в тундрах на склонах гор.

Angelica decurrens (Ledeb.) B. Fedtsch. — очень редко, у водотоков, на пойменных террасах.

Phloiodicarpus villosus (Turcz.) Ledeb. — нечасто, на склонах в тундровом поясе.

Pyrola rotundifolia L. — обычно, в листвягах, зарослях кустарников.

Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz. — обычно, в листвягах.

Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud. — обычно, основной доминант в кустарниковом ярусе листвягов и в кустарниковых тундрах.

Cassiope tetragona (L.) D. Don — нередко, у снежников, в желобах стока, на северных склонах местами обильно.

Andromeda polifolia L. — нечасто, в сырых листвягах и кустарниковых тундрах.

Arctous alpina (L.) Nieden. — обычно, в листвягах и кустарничковых тундрах.

Vaccinium uliginosum L. subsp. *microphyllum* Lange — обычно, в листвягах, на склонах и пойменных террасах.

V. vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd) Hult. — нередко, в листвягах и кустарниковых тундрах.

Androsace chamaejasme Wulf. subsp. *arctisibirica* Korobkov — редко, в тундрах верхнего пояса гор.

A. septentrionalis L. — нечасто, на южных склонах, у скал, на сухих пойменных террасах.

Armeria maritima (Miller) Willd. — очень редко, на песчаных террасах.

Gentiana tenella Rottb. — редко, на пойменных террасах.

Polemonium acutiflorum Willd. — редко, в сырых депрессиях, у водотоков.

P. boreale Adams — обычно, на склонах, пойменных террасах, у скал.

Myosotis asiatica (Vestergr.) Schischk. et Serg. — нередко, на горных и пойменных террасах, у снежников и водотоков.

Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge — редко, у снежников, в щебнистых тундрах верхнего пояса гор.

Thymus reverdattoanus Serg. — нечасто, на щебнистых склонах.

Lagotis minor (Willd.) Standl. — нечасто, у водотоков, снежников, в сырых тундрах верхнего пояса гор.

Pedicularis alopecuroides Stev. ex Spreng. — нечасто, у снежников, в щебнистых тундрах верхнего пояса гор.

P. albolabiata (Hult.) Ju. Kozhevn. — обычно, в сырых депрессиях.

P. amoena Adams ex Stev. — нередко, в дриадовых тундрах.

P. capitata Adams — нередко, в тундрах на пойменных террасах и склонах.

P. hirsuta L. — очень редко, в сырых депрессиях.

P. labradorica Wirsing — нередко, в листвягах.

P. lapponica L. — обычно, в листвягах и кустарниковых тундрах.

P. oederi Vahl — нечасто, на пойменных террасах, у снежников и водотоков.

P. pennellii Hult. — редко, в сырых депрессиях пойм.

P. sceptrum-carolinum L. — редко, на пойменных террасах.

P. sudetica Willd. subsp. *interioroides* Hult. — обычно, в сырых депрессиях пойм, на склонах и вершинах.

P. tristis L. — очень редко, на пойменных террасах.

P. verticillata L. — обычно, широко — от пойм до вершин гор.

Pinguicula alpina L. — редко, в сырых депрессиях поймы.

Adoxa moschatellina L. — нечасто, в листвягах, зарослях кустарников.

Valeriana capitata Pall. — обычно, широко — от пойм до вершин гор.

Aster sibiricus L. — обычно, на пойменных террасах.

Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman — редко, в тундрах на склонах.

Artemisia borealis Pall. — редко, на аллювиях.

A. furcata Bieb. — нередко, в щебнистых тундрах верхнего пояса гор.

A. lagopus Fisch. ex Bess. subsp. *abbreviata* Krasch. — редко, в щебнистых тундрах верхнего пояса гор, на осыпях.

A. subarctica Krasch. — нередко, на склонах, у снежников.

A. tilesii Ledeb. — нередко, на пойменных террасах, у водотоков и снежников.

Petasites frigidus (L.) Fries — обычно, в листвягах, кустарниковых тундрах, у водотоков.

P. glacialis (Ledeb.) Polunin — нередко, у снежников, в пятнистых тундрах верхнего пояса гор.

P. sibiricus (S. F. Gmel.) Dingwall — редко, на пойменных террасах.

Arnica iljinii (Maguire) Iljin — обычно, на южных склонах и сухих пойменных террасах.

Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch. — редко, в кустарниковых тундрах.

S. congestus (R. Br.) DC. — очень редко, у старых тракторных колей.

S. resedifolius Less. — редко, в полосах стока.

Saussurea alpina (L.) DC. — нередко, в листвягах, на пойменных террасах.

Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC. — обычно, на пойменных террасах.

T. macilentum Dahlst. — нередко, на южных склонах и пойменных террасах.

Crepis nana Richards. — редко, на аллювиях, щебнистых склонах.

При сопоставлении ЛФ «Р. Келимер» с аналогичными флорами ближайших территорий выявлены некоторые специфические особенности (табл. 1—3).[1] При общем сходстве географической структуры и таксономических спектров сравниваемых локальных флор обращают на себя внимание заметная общая обедненность ЛФ «Р. Келимер» и сравнительно скромная доля в ней сибирских и восточносибирских элементов. Отчасти это может быть связано с преобладанием в этой ЛФ видов арктической фракции при минимальной роли видов бореальной фракции. Первопричиной же подобного соотношения широтных и долготных групп в ЛФ «Р. Келимер» является весьма своеобразная экологическая обстановка на этой территории. Открытая с севера речная долина, однообразие литологического состава материнских пород, сравнительно мягкие формы рельефа и соответственно слабая дифференциация экотопов — все эти факторы обусловили формирование именно такого максимально обедненного локального флористического комплекса. В отличие от большинства сравниваемых локальных флор в ЛФ «Р. Келимер» отсутствуют характерные для выходов известьсодержащих пород виды-калькареофилы и многие виды евтрофного комплекса, обычные в полосах стоков, обогащенных кальцием.

Не последнюю роль в обедненности ЛФ «Р. Келимер» играет и географическое положение территории. Известно, что долина р. Лены в среднем и нижнем течении совпадает с крупным флористическим рубежом, разделяющим Верхоянскую и Среднесибирскую провинции Бореальной области, а также Хараулахскую и Анабаро-Оленёкскую подпровинции Арктической области (Юрцев, 1974). Именно здесь в сравнительно неширокой полосе наблюдается минимальное число видов, характерных для каждой из соседних провинций и подпровинций. В долине р. Келимер отмечены лишь отдельные виды, характерные для Хараулахской подпровинции и Верхоянской провинции: *Potentilla crebridens, P. gorodkovii, Artemisia subarctica, A. lagopus* subsp. *abbreviata, Saussurea alpina.* По-видимому, именно в этом районе проходят западные границы ареалов перечисленных видов. Абсолютное же большинство диффе-

---

[1] В табл. 1—3 использованы скорректированные литературные данные из следующих локальных флор: «Ары-Мас» (Варгина, 1978), «Р. Фомич» (Водопьянова, 1984), «Саскылах» (Андреев и др., 1980), «Тит-Ары» (Егорова и др., 1991), «Атыркан—Тигия» (не публиковавшиеся материалы авторов из междуречья рек Атыркан и Тигия — левых притоков р. Лены в кряже Чекановского).

ТАБЛИЦА 1

Соотношение географических элементов в ЛФ «Р. Келимер» и в 5 локальных флорах Восточносибирской провинции

Географические группы видов	Локальные флоры (ЛФ)					
	«Ары-мас»	«Р. Фомич»	«Саскылах»	«Р. Келимер»	«Тит-Ары»	«Атырkан—Тигия»
Долготные						
Циркумполярная	126 / 49.6	122 / 47.5	100 / 41.5	97 / 42.5	96 / 40.2	94 / 37.8
Евразийско-западноамериканская	20 / 7.9	19 / 7.4	23 / 9.5	21 / 9.2	22 / 9.2	23 / 9.4
Восточносибирско-западноамериканская	14 / 5.5	11 / 4.3	14 / 5.8	19 / 8.35	16 / 6.7	17 / 6.9
Восточносибирская	10 / 3.9	23 / 9.0	22 / 9.1	19 / 8.35	24 / 10.0	37 / 15.0
Сибирская	29 / 11.4	29 / 11.3	21 / 8.7	17 / 7.5	26 / 10.9	26 / 10.6
Евразийская	22 / 8.7	15 / 5.8	21 / 8.7	15 / 6.6	18 / 7.5	15 / 6.1
Сибирско-американская	13 / 5.1	14 / 5.4	16 / 6.7	14 / 6.1	13 / 5.4	15 / 6.1
Сибирско-западноамериканская	14 / 5.5	16 / 6.2	14 / 6.0	14 / 6.1	17 / 7.1	14 / 5.7
Восточносибирско-американская	6 / 2.4	8 / 3.1	10 / 4.3	12 / 5.3	7 / 2.1	6 / 2.4
Широтные						
Арктоальпийская	61 / 24.0	53 / 20.6	53 / 22.0	56 / 24.6	59 / 24.7	61 / 24.4
Метаарктическая	35 / 13.8	29 / 11.3	29 / 12.0	37 / 16.2	33 / 13.8	31 / 12.6
Арктическая	27 / 10.6	13 / 5.0	16 / 6.6	16 / 7.0	18 / 7.5	11 / 4.5
Гипоарктическая	26 / 10.2	28 / 10.9	28 / 11.6	24 / 10.5	27 / 11.3	30 / 12.2
Гипоарктомонтанная	43 / 16.9	57 / 22.2	41 / 17.0	46 / 20.2	35 / 14.6	48 / 19.5
Арктобореальная	36 / 14.2	36 / 14.0	41 / 17.0	33 / 14.5	38 / 15.9	36 / 14.6
Бореальная	26 / 10.2	41 / 16.0	33 / 13.7	16 / 7.0	29 / 12.1	30 / 12.2
Всего видов в ЛФ	254 / 100.0	257 / 100.0	241 / 100.0	228 / 100.0	239 / 100.0	247 / 100.0

Примечание. В числителе — число видов, в знаменателе — % от общего числа видов каждой флоры.

ренциальных и кодифференциальных видов Хараулахской подпровинции не переходит на левобережье р. Лены (ср. Юрцев и др., 1978).

Вместе с тем широтное положение территории ЛФ «Р. Келимер» в полосе пределов распространения многих бореальных и арктических видов является дополнительным фактором обеднения этой ЛФ.

В ряду сравниваемых флор ЛФ «Р. Келимер» может считаться наименее бореализированной даже по сравнению со столь высокоширотной ЛФ, как «Ары-Мас» (Варгина, 1978). Географическое положение территории ЛФ

ТАБЛИЦА 2

Соотношение видов крупнейших семейств и родов в ЛФ «Р. Келимер» и аналогичных ЛФ Восточносибирской провинции

Семейства и роды	Локальные флоры (ЛФ)					
	«Ары-Мас»	«Р. Фомич»	«Сасқылах»	«Р. Келимер»	«Тит-Ары»	«Атыркан—Тигия»
Семейства						
Poaceae	37	28	30	24	19	32
Cyperaceae	21	33	19	20	21	20
Asteraceae	15	17	19	18	18	18
Brassicaceae	25	16	16	19	16	13
Caryophyllaceae	18	16	13	15	19	15
Scrophulariaceae	12	12	10	14	12	13
Saxifragaceae	12	10	12	12	13	14
Rosaceae	11	11	11	13	15	10
Ranunculaceae	18	15	14	12	12	19
Salicaceae	12	11	13	12	16	10
Fabaceae	8	7	10	10	14	12
Polygonaceae	7	5	8	7	10	11
Итого в 10 семействах:						
абсолютное число	181	169	157	159	163	166
% от всей флоры	71.3	65.8	67.7	69.7	66.0	69.9
Роды						
Carex	15	24	17	13	16	13
Pedicularis	11	10	9	13	10	11
Salix	12	11	13	12	16	10
Saxifraga	10	8	11	12	12	12
Draba	16	5	7	10	2	2
Potentilla	4	3	4	7	5	2
Ranunculus	12	6	7	6	4	9
Artemisia	3	1	2	5	3	3
Eriophorum	5	5	2	5	3	5
Minuartia	5	4	4	5	5	2
Poa	8	7	4	4	4	6
Taraxacum	3	2	3	2	2	1
Итого в первых 5 родах	66	60	57	60	59	57
Итого в 10 родах	98	83	79	88	78	75

«Р. Келимер» и характер ландшафтов на ней, равно как и состав местной флоры, дают основание включить эту территорию в пределы Арктической флористической области.

Что же касается типологического статуса ЛФ «Р. Келимер», то, будучи лесотундровой по систематической структуре и гипоарктической по соотношению широтно-географических элементов, эта ЛФ может рассматриваться как вариант флоры восточносибирского типа, включающий в себя минимальное число среднесибирских элементов и некоторое количество видов, характерных для Верхояно-Колымской горной страны. Такие признаки в большей мере присущи, по-видимому, локальным и региональным флорам восточной части Анабаро-Оленёкской подпровинции Восточносибирской провинции Арктической области (ср. Юрцев и др., 1978).

При определении степени различия и сходства ЛФ «Р. Келимер» с другими ЛФ подпровинции статистическими методами выявлено большее сходство

ТАБЛИЦА 3

Степень флористического сходства (по Жаккару) локальной флоры «Р. Келимер» и локальных флор ближайших территорий, %

Локальные флоры	«Р. Фомич»	«Саскылах»	«Атыркан—Тигия»	«Тит-Ары»
«Р. Келимер»	41.8	50.3	53.7	54.6
«Р. Фомич»	100	41.5	46.1	38.9
«Саскылах»	41.5	100	41.0	48.1
«Атыркан—Тигия»	46.1	41.0	100	50.0
«Тит-Ары»	38.9	48.1	50.0	100

ЛФ «Р. Келимер» с локальными флорами смежных территорий в бассейне р. Лены, нежели с ЛФ «Саскылах» из бассейна р. Анабар или с ЛФ «Р. Фомич» из бассейна р. Попигай (табл. 3).

Возможно, территория ЛФ «Р. Келимер» и примыкающие к ней пространства представляют собой наименее типичный и малохарактерный для Анабаро-Оленёкской подпровинции флористический район, но в целом в ЛФ «Р. Келимер» достаточно отчетливо отражается флористическая ситуация в восточной части этой подпровинции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В. Н., Перфильева В. И., Нахабцева С. Ф. Флора окрестностей поселка Саскылах на реке Анабар (северо-западная Якутия) // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 11. С. 1560—1568.

Варгина Н. Е. Флора урочища Ары-Мас // Ары-Мас. Л., 1978. С. 65—86.

Водопьянова Н. С. Зональность флоры Среднесибирского плоскогорья. Новосибирск, 1984. 160 с.

Егорова А. А., Васильева И. И., Степанова Н. А., Фесько Н. Н. Флора тундровой зоны Якутии. Якутск, 1991. 185 с.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Л., 1974. 160 с.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 28 II 1994

SUMMARY

The flora of the watershed between the Lena and Olenek rivers which includes the part of the Kelimer river basin numers 228 vascular plant species. The local flora «Kelimer River» should be regarded as the reduced floristic complex in comparison with local floras of some forest-tundra areas. It was formed in the belt of contact of forest and tundra vegetation. It is known that in this belt the areas of many arctic and boreal species are not overlapping. This phenomenon determines the hypoarctic type of the local flora «Kelimer River». Taxonomical composition and proportion of geographical elements in this local flora are similar to those of some local floras in the Anabar-Olenek subprovince of East Siberian province of the Arctic floristic region.

УДК 581.9 (571.651)

Т. М. Королева (Заславская)

ФЛОРА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ОКРЕСТНОСТЕЙ ОЗЕРА БОЛЬШОЙ НУТЕНЕУТ (ЮГО-ЗАПАДНАЯ ЧУКОТКА) [1]

T. M. KOROLEVA (ZASLAVSKAYA). THE FLORA OF VASCULAR PLANTS IN THE NEIGHBOURHOOD BOLSHOY NUTENEUT LAKE (THE SOUTH-WESTERN CHUCKOTKA)

Приведен аннотированный список сосудистых растений, отмеченных на территории локальной флоры в окр. оз. Большой Нутенеут (бассейн р. Анадырь). Проведен краткий анализ таксономической структуры и географических элементов флоры, в которой насчитывается 283 вида, относящихся к 45 семействам и 122 родам. Сходство изученной флоры с ближайшими локальными флорами района перевала Пеледонские Ворота дает основание включить ее в тот же флористический район.

В 1982 г. автору удалось провести флористические исследования в труднодоступном районе в верховьях р. Яблон (правого верхнего притока р. Анадырь), расположенном около линии водораздела бассейнов рек Колымы и Анадырь в окр. оз. Бол. Нутенеут. Территория представляет собой холмисто-увалистое высокое плато с небольшим низкогорным массивом, разделяющим котловину озера и широкую долину р. Яблон. Здесь преобладают высоты 500—600 м над ур. м., самые низкие отметки — днища речной долины и берега озера — 400, наиболее высокие — 800—1000 м над ур. м. Бóльшая часть территории безлесная, а холмисто-увалистое плато у северной оконечности озера лишено и кустарниковой растительности. Оз. Бол. Нутенеут ледникового происхождения, вытянуто с северо-востока на юго-запад и представляет собой межгорную впадину, заполнившуюся водой после подпруживания окружающими озеро поперечными и продольными холмами-моренами, сложенными песком, галькой, щебнем и валунами. Юго-западнее оз. Бол. Нутенеут расположено другое, меньшее по размеру и вытянутое с запада на восток оз. Мал. Нутенеут, также окруженное моренными холмами, но более низкого высотного уровня, склоны которых, обращенные к озеру, покрыты лиственничным криволесьем. Более полноценные лиственничные леса с деревьями диаметром до 20—25 см и высотой до 15 м встречены в закрытой с трех сторон, узкой, обращенной к югу межгорной долине, где участки этих лесов занимают небольшие площади на шлейфах бортов долины. Кустарниковые сообщества покрывают небольшие площади и представлены в основном зарослями кедрового стланика на подветренных сторонах теплых склонов (только в южной части территории флоры) и парковыми ольховниками (высота кустов не более 1 м), обитающими только на защищенных склонах моренных холмов, преимущественно в их средней и нижней частях. Более крупные кусты ольхи растут среди пойменных ивняков и в хвощевых ивовых рощах на днище каньона. Заросли прирусловых ивняков (высота кустов также не более 1 м) встречаются часто, но занимают очень малые площади. Наиболее богато в изученном районе представлены тундровые сообщества, занимающие здесь наибольшие площади. Различные варианты кус-

[1] Работа выполнена при поддержке Фонда Дж. Сороса.

тарничковых щебнистых тундр (дриадовых, дриадово-рододендроново-арктоусовых, дриадово-шикшево-рододендроново-багульниковых, голубично-шикшево-ивковых и т. д.) заселяют плоские вершины моренных холмов и увалов, нагорные террасы. Кустарничково-моховые и мохово-лишайниковые тундры сменяют щебнистые на более низких и лучше увлажняемых местообитаниях. Плоские вершины моренных холмов часто покрыты богатыми разнотравно-осоково-кобрезиевыми пятнистыми тундрами. Наиболее богаты флористически разнотравно-кустарничково-моховые и разнотравно-моховые тундры в полосах стока на пологих склонах увалов, где часто в большом обилии встречаются *Senecio frigidus, Eritrichium villosum, Corydalis arctica, Pedicularis oederi, Claytonia acutifolia, Rumex arcticus, Silene acaulis, Saxifraga hirculus, Salix reticulata, S. reptans, S. recurvigemmis, S. pulchra* (шпалерная форма) и др. На пологих склонах холмов и увалов (в их нижних частях) распространены бугорковатые осоково-кустарничковые и пушицево-кустарничковые тундры с обилием *Empetrum subholarcticum, Cassiope tetragona, Vaccinium uliginosum, Dryas punctata, Carex lugens, Eriophorum vaginatum, Kobresia sibirica, Rhododendron aureum, Saxifraga hirculus* и др. Очень малые площади в данном районе занимают сообщества заболоченных местообитаний и ксерофитные группировки.

Климатическую характеристику изученного района дать невозможно, так как он расположен далеко от жилых поселений, где имеются метеостанции, а ближайшие метеостанции (пос. Илирней — 200 км к северу, пос. Марково — 280 км на юго-восток, пос. Омолон — 240 км на юго-запад) находятся на значительно более низких высотных уровнях.

Следует отметить еще одну особенность изученной территории: обилие обнажений горных пород — скалистых массивов останцов — как в долине р. Нутевеем, вытекающей из оз. Мал. Нутенеут и соединяющей оба озера, а ниже оз. Бол. Нутенеут резко падающей в глубокую каньонообразную долину, так и на склонах и вершинах холмов и гор. В долине р. Нутевеем расположены крупные наледи (до входа в каньон), не стаивающие за вегетационный период. Места снежных забоев встречаются нечасто, но на всех элементах рельефа; однако длительно сохраняющихся снежников в этом районе нет.

Далее приводится список отмеченных в окр. оз. Бол. Нутенеут видов с указанием частоты их встречаемости в районе и экологической приуроченности. Поскольку эта работа — одна из первых по данному району, экологические характеристики для некоторых видов приведены более подробно, чем это делается для хорошо изученных территорий. В перечне видов семейства и роды расположены по системе Энглера, а виды — в алфавитном порядке. Названия видов даны по «Арктической флоре СССР» (1979—1987) и сводке С. К. Черепанова (1981).

Woodsia ilvensis (L.) R. Br. Щебнистые осыпи на теплых защищенных склонах сопок, у скал-останцов. Очень редко.

W. glabella R. Br. Щебнистые склоны сопок различных экспозиций, расщелины скал, иногда луговины возле останцов. Нередко.

Cystopteris fragilis (L.) Bernh. Расщелины и ниши скал-останцов, каменные россыпи; обильно в каньоне реки. Нечасто.

Dryopteris fragrans (L.) Schott. Щебнистые и каменистые склоны сопок, у останцов. Часто.

Equisetum arvense L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm. Полосы обогащенного стока, оползневые склоны, пятна мелкозема в пятнистых сырых тундрах, галечники рек и озер. Часто, иногда очень обильно.

E. scirpoides Michx. Галечники рек и речек, берега озер. Нечасто, местами очень обильно.

E. variegatum Schleich. Полосы обогащенного стока на горных склонах, рощи в каньоне реки, кустарниковые моховые тундры по берегам озер. Часто.

Lycopodium selago L. subsp. *arcticum* (Grossh.) Tolm. Моховые и лишайниковые кустарничковые тундры на неюжных склонах сопок. Редко.

Selaginella sibirica (Milde) Hieron. Сухие теплые участки в нижней и средней частях склонов гор. Нередко.

Larix cajanderi Mayr. Защищенные склоны и невысокие вершины увалов только в южной части исследованного района. Образует редкостойные леса в защищенных глубоких межгорных долинах, открытых к югу. Часто.

Pinus pumila (Pall.) Regel. Защищенные речные долины и укрытия на склонах невысоких сопок. На теплых склонах иногда поднимается выше лиственницы; иногда образует густые заросли. Нечасто.

Juniperus sibirica Burgsd. Теплые защищенные склоны сопок, обращенные в глубокие межгорные долины. Редко.

Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. Сухие участки горных склонов, речных террас и берегов озер, луговины у нор сусликов, реже в кустарниковых тундрах и лиственничниках на склонах увалов. Часто, иногда очень обильно.

Alopecurus alpinus Smith. Галечники реки, луговины среди кустарников по берегам озер. Редко.

Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal. Щебнистые склоны и невысокие вершины сопок, луговины по берегам рек и озер, галечники. Обычно.

Agrostis vinealis Schreb. subsp. *kudoi* (Honda) Tzvel. Сухая злаково-кустарничковая тундра на склоне морены у озера. Однажды, очень обильно.

Calamagrostis holmii Lange. Умеренно влажные и сухие участки на склонах и вершинах гор, берегах озер, галечниках рек и ручьев. Нечасто.

C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm. Сухие щебнистые склоны сопок, заросли кедровника. Очень редко.

C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. Луговины на галечниках озера. Очень редко.

C. purpurascens R. Br. Сухие теплые склоны и осыпи, у скал-останцов. Нередко.

C. purpurea (Trin.) Trin. Берега озер, заросли пойменных кустарников, галечники рек и ручьев, иногда в луговинах. Нечасто.

Trisetum spicatum (L.) Richt. s. str. Галечники рек и ручьев, сухие луговины на осыпях и береговых валах озер. Нечасто.

Koeleria asiatica Domin. Сухие луговины на галечниках озер. Редко.

Helictotrichon dahuricum (Kom.) Kitag. Сухие луговины и сухие травяно-кустарничковые тундры на галечных террасах рек, берегах озер. Нечасто.

Poa alpigena (Blytt) Lindm. Луговины на галечниках рек, ручьев и озер. Нечасто.

P. arctica R. Br. Луговины у нор сусликов, на галечниках рек и озер; нивальные участки на щебнистых склонах и вершинах гор, полосы стока. Часто.

P. glauca Vahl s. l. Сухие луговины на теплых склонах гор, галечниках рек и озер, у скал-останцов, в рощах в каньоне. Часто, иногда очень обилен.

P. malacantha Kom. Луговины на галечниках рек и ручьев, озер. Нередко.

P. paucispicula Scribn. et Merr. Нивальные участки на щебнистых горных склонах, в долинах горных ручьев. Нередко.

P. pratensis L. Кустарничковые и кустарниковые моховые тундры на пологих склонах гор, по берегам озер. Часто и обильно.

Arctophila fulva (Trin.) Anderss. Старицы-низины в поймах рек, заводи на мелководье озер. Нередко.

Festuca altaica Trin. Сухие луговины на выпуклых участках горных склонов, на осыпях, скалах-останцах, надпойменных террасах рек. Обычно.

F. auriculata Drob. Сухие теплые склоны сопок, обращенных в защищенные долины; осыпи у скал-останцов. Нечасто.

F. brachyphylla Schult. et Schult. f. Щебнистые склоны и вершины сопок, сухие речные террасы, у останцов, по галечным берегам озер. Обычно.

F. hyperborea Holmen. Луговины на галечниках рек и ручьев. Редко.

Bromus arcticus Shear. Сухие участки на склонах моренных холмов. Очень редко.

B. pumpellianus Scribn. Сухие луговины на речных террасах, на осыпях и у нор сусликов. Нередко.

Roegneria borealis (Turcz.) Nevski. Галечники крупных речных долин, у нор сусликов. Нередко.

R. jacutensis (Drob.) Nevski. Галечники крупных речных долин. Редко.

R. kronokensis (Kom.) Tzvel. Галечники реки на днище каньона. Очень редко.

R. scandica Nevski. Луговины среди скал-останцов в долине реки. Однажды.

Leymus interior (Hult.) Tzvel. Образует заросли на речных террасах, на галечных берегах озер, в долинах горных ручьев. Часто.

Eriophorum brachyantherum Trautv. et Mey. Мочажины на речных террасах. Нередко.

E. callitrix Cham. ex C. A. Mey. Пятна мелкозема в полосах стока на пологих склонах сопок, в мочажинах на речных террасах. Нередко.

E. polystachyon L. Болотца в долинах рек и на берегах озер, в полосах стока на пологих горных склонах. Нечасто.

E. russeolum Fries. Сырые участки в нижней части горных склонов, на песчано-галечных аллювиях рек и озер, в долинах горных речек. Нечасто.

E. scheuchzeri Hoppe. Сырые западины на речных террасах, на мелководье озер. Нередко.

E. triste (Th. Fries) Hadač. Мочажины на речных террасах, полосы обогащенного стока на пологих склонах, на сыром озерном аллювии. Часто.

E. vaginatum L. Образует небольшие массивы кочкарных тундр на пологих склонах сопок, речных террасах, берегах озер. Очень часто.

Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol. Сухие пологие горные склоны, луговины на речных террасах, у скал-останцов, полосы стока. Часто.

K. sibirica (Turcz. ex Ledeb.) Boeck. Травяно-моховые тундры в полосах обогащенного стока на горных склонах, перевалах и речных террасах. Нечасто.

Carex appendiculata (Trautv. et Mey.) Kük. Сырые низины на галечниках рек. Редко.

C. atrofusca Schkuhr. Полосы обогащенного стока на пологих склонах увалов. Нередко.

C. capitata L. Полосы обогащенного стока на пологих склонах увалов, евтрофные осоково-кустарничковые моховые тундры на перевалах. Часто.

C. chordorrhiza Ehrh. Мочажины в низинах на речных террасах, между береговыми валами у озер. Редко.

C. eleusinoides Turcz. ex Kunth. Нивальные участки на речных террасах. Нередко.

C. fuscidula V. Krecz. ex Egor. Влажные участки на пологих горных склонах, в долинах горных ручьев, местах снежных забоев. Нередко.

C. gynocrates Wormsk. Осоково-кустарничковые моховые тундры на террасах горных речек, в полосах стока на пологих склонах увалов. Нередко.

C. lugens H. T. Holm. Полосы стока на горных склонах, задернованные вершины и перевалы гор, иногда доминирует. Нечасто.

C. melanocarpa Cham. ex Trautv. Сухие теплые склоны сопок, мелкоземистые участки на речных террасах, реже в полосах стока на горных склонах. Нередко.

C. misandra R. Br. Полосы обогащенного стока на пологих склонах увалов, нивальные участки в долинах ручьев. Нечасто, иногда очень обильно.

C. norvegica Retz. Осоково-кустарничковые тундры в долинах горных рек и ручьев, в рощах в каньоне реки. Нередко.

C. obtusata Liljebl. Сухие участки на теплых склонах сопок, бортах речных долин, у скал-останцов. Нередко.

C. podocarpa R. Br. Нивальные участки на галечниках горных ручьев, в местах снежных забоев, на горных склонах, пойменных террасах рек. Часто.

C. rotundata Wahlenb. Мочажины в полосах стока на горных террасах и в долинах горных речек. Нередко.

C. rupestris Bell. ex All. Сухие открытые участки теплых горных склонов, у скал-останцов, на осыпях, на моренных холмах. Нередко.

C. saxatilis L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela. Сырые участки на террасах реки, в полосах стока на пологих склонах сопок. Нечасто.

C. scirpoidea Michx. Осоково-кустарничковые моховые тундры в полосах стока на пологих склонах гор, в низинах на речных террасах. Нередко.

C. concolor R. Br. (= *C. stans* Drej.). Сырые низины в поймах рек и ручьев, по берегам озер. Нередко, иногда обильно.

C. tripartita All. Нивальные участки в долинах ручьев и рек, у озер, в полосах стока на склонах увалов. Нечасто.

C. vaginata Tausch subsp. *quasivaginata* (Clarke) Malysch. Полосы обогащенного стока на склонах увалов и сопок. Часто, иногда обильно.

C. williamsii Britt. Полосы обогащенного стока на пологих склонах увалов. Редко, местами обильно.

Juncus biglumis L. Пятна голого грунта в полосах стока на горных склонах, сырые низины на аллювии рек и озер. Нередко.

J. leucochlamys Zing. ex V. Krecz. var. *borealis* Tolm. Пятна суглинка в полосах обогащенного стока на пологих склонах увалов. Нечасто.

J. triglumis L. Пятна голого грунта в полосах обогащенного стока. Нередко.

Luzula confusa Lindb. Сухие щебнистые склоны гор, речные террасы, нарушенные участки, места снежных забоев. Обычно.

L. multiflora (Retz.) Lej. s. l. Нивальные участки на различных элементах рельефа, галечники и песчаные участки в поймах рек и ручьев, у нор сусликов, на нарушенных местообитаниях. Нечасто.

L. nivalis (Laest.) Spreng. Пятна суглинка в полосах стока, пойменные террасы рек и ручьев, места снежных забоев. Нечасто.

L. parviflora (Ehrh.) Desv. s. str. Моховые болотца в низинках на пойменных террасах речек. Очень редко, местами обильно.

L. rufescens Fisch. Пологие замоховелые склоны сопок, нарушенные участки (где очень обилен), луговины на речных террасах. Часто.

Tofieldia coccinea Richards. Полосы обогащенного стока на горных склонах, моховые участки на пологих склонах сопок и в долинах рек. Нередко.

T. pusilla (Michx.) Pers. Полосы обогащенного стока на пологих склонах увалов. Нередко.

Veratrum oxysepalum Turcz. Луговины в поймах ручьев, полосы обогащенного стока на теплых склонах увалов. Нередко.

Lloydia serotina (L.) Reichenb. Кустарничково-моховые тундры в верхних частях горных склонов и на пологих вершинах. Очень редко.

Coeloglossum viride (L.) Hartm. Травяно-кустарничковые моховые тундры на теплых склонах сопок. Нередко.

Salix alaxensis Cov. Пойменные террасы рек и речек. Редко.

S. anadyrensis Flod. Ивовые рощи в каньоне реки, реже на галечниках в открытых долинах рек. Нечасто.

S. arctica Pall. subsp. *jamu-taridensis* (Skvorts.) Petrovsky. (Определение В. В. Петровского). Одиночные кусты на задернованных плоских вершинах увалов, у останцов в долине реки. Нередко.

S. boganidensis Trautv. Галечники в поймах рек и озер, в защищенных укрытиях среди останцов на бортах речных долин, в каньоне реки. Нечасто.

S. glauca L. В рощах в каньоне реки, защищенные участки щебнистых склонов гор, часто среди зарослей кедровника. Нечасто.

S. fuscescens Anderss. Травяные полигональные болота в долинах горных рек. Редко.

S. hastata L. Пойменные террасы рек, подножия моренных холмов. Нередко.

S. krylovii E. Wolf. Образует заросли в поймах рек и ручьев, в нижних частях горных склонов. Часто.

S. lanata L. subsp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvorts. Полосы обогащенного стока на пологих склонах увалов, у скал-останцов в долинах рек. Часто.

S. polaris Wahlenb. Нивальные участки на горных склонах, в долинах горных речек. Очень редко.

S. pulchra Cham. Почти повсеместно, кроме верхнего пояса гор. Часто, местами обильно.

S. recurvigemmis A. Skvorts. Полосы обогащенного стока на горных склонах, часто в кустарничково-моховых тундрах на холмах между озерами. Нередко.

S. reptans Rupr. Евтрофные кустарничково-моховые тундры на пологих склонах гор. Редко.

S. reticulata L. Нивальные участки в долинах горных речек и ручьев, на горных террасах. Нечасто.

S. saxatilis Turcz. ex Ledeb. Пойменные террасы рек и речек, евтрофные кустарничковые моховые тундры на горных склонах. Нечасто.

S. sphenophylla A. Skvorts. Щебнистые склоны сопок и холмов, вершины невысоких увалов. Нечасто.

S. tschuktschorum A. Skvorts. Вершины невысоких холмов, галечные террасы горных рек и озер. Редко.

S. udensis Trautv. et Mey. Возле останцов в долине реки, в рощах в каньоне. Нечасто.

Betula exilis Sukacz. Почти повсеместно, кроме сухих открытых вершин и осыпных склонов сопок. Содоминирует в кустарниковых тундрах в нижнем поясе гор, на галечниках рек, обилен в редколесьях. Обычно.

B. exilis × *B. middendorffii*. Среди зарослей кедровника в закрытой долине реки. Редко.

B. middendorffii. Trautv. et Mey. У подножий горных склонов, среди лиственничных редколесий в закрытых узких долинах речек и в каньоне. Часто.

B. platyphylla Sukacz. s. l. На галечной надпойменной террасе реки. Однажды, только ювенильные экземпляры.

B. extremiorientalis Kuzen. et V. Vassil. × *B. middendorffii*. Защищенные глубокие долины горных речек. Редко.

Alnus fruticosa Rupr. Образует парковые кустарниковые (высотой до 1 м) заросли на теплых склонах сопок, реже на галечных террасах рек, в каньоне возле проток реки. Часто.

Oxyria digyna (L.) Hill. Нивальные участки на холодных склонах моренных холмов. Редко.

Rumex arcticus Trautv. Полосы обогащенного стока на пологих склонах холмов. Нередко, местами обильно.

R. graminifolius Lamb. var. *subspathulata* (Trautv.) Tolm. Замоховелые участки на галечниках реки в каньоне. Редко.

Polygonum bistorta L. subsp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky. Луговины в долинах горных ручьев, полосах стока на склонах увалов. Редко.

P. tripterocarpum A. Gray. Травяно-моховые и кустарничково-моховые тундры на горных склонах и речных террасах. Нечасто.

P. viviparum L. Нивальные луговины на галечниках рек и озер. Нередко.

Claytonia acutifolia Pall. ex Roem. et Schult. Полосы обогащенного стока на горных склонах. Нечасто.

Stellaria ciliatosepala Trautv. Кустарничковые лишайниково-моховые тундры на горных склонах, луговины у подножий гор, в долинах рек. Часто.

S. edwardsii R. Br. Луговины на галечных террасах рек и озер. Редко.

S. fischeriana Sér. Галечники горных рек и речек. Нечасто.

S. umbellata Turcz. ex Kar. et Kir. Галечники и пески в поймах рек, моховые дернины в низинках на речных террасах. Редко.

Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. s. str. Луговины среди останцов в долинах рек, галечники горных речек, полосы обогащенного стока на пологих склонах увалов. Нередко.

C. jenissejense Hult. Галечники в пойме реки в каньоне, на береговых валах у озер. Редко.

Minuartia biflora (L.) Schinz et Thell. Галечники рек и ручьев. Нередко.

M. macrocarpa (Pursh) Ostenf. Евтрофные кустарничковые тундры на пологих склонах увалов. Нередко.

M. obtusiloba (Rydb.) Hause s. l. Щебнистые теплые склоны сопок, береговые обнажения горных пород. Нечасто.

M. rubella (Wahlenb.) Hiern. У скал-останцов и на галечниках в долинах рек и ручьев, среди пойменных кустарников. Нечасто.

M. stricta (Sw.) Hiern. Галечные островки с колониями чаек, галечники рек и ручьев. Нередко.

Arenaria capillaris Poir. Щебнистые теплые склоны сопок, осыпи у скал-останцов. Нечасто.

Wilhelmsia physodes (Sér.) McNeil. Галечники реки. Редко.

Silene acaulis (L.) Jacq. Полосы обогащенного стока на пологих склонах увалов. Нечасто, иногда обильно.

S. repens Patr. Осыпи и расщелины скал-останцов по бортам речных долин. Редко.

S. stenophylla Ledeb. Щебнистые склоны и вершины сопок. Нечасто.

Lychnis sibirica L. subsp. *samojedorum* Sambuk. Теплые осыпные склоны в защищенных речных долинах, в каньоне реки. Очень редко, иногда обильно.

Gastrolychnis affinis (J. Vahl) Tolm. et Kozhanczikov. Галечники рек и речек, осыпи и расщелины скал-останцов на горных склонах. Нередко.

G. apetala (L.) Tolm. et Kozhanczikov. Полосы обогащенного стока на пологих склонах увалов. Нередко, местами очень обильно.

Dianthus repens Willd. Осыпи среди останцов на южных склонах сопок, у подножий бортов речных долин, в каньоне. Нередко.

Caltha arctica R. Br. Галечники реки, у наледей. Редко.

Trollius chartosepalus Schipcz. Евтрофные кустарничково-моховые тундры на холодных склонах увалов, по берегам озер. Нередко.

T. membranostylis Hult. Луговины по берегам горных речек и озер. Нечасто.

Delphinium middendorffii Trautv. Луговины у останцов и на пологих склонах невысоких холмов. Нередко.

D. chamissonis G. Pritz. ex Walp. Кустарничковые мохово-лишайниковые тундры на плоских вершинах холмов. Часто.

Aconitum productum Reichenb. Луговины на речных террасах, в зарослях пойменных кустарников. Нечасто.

Anemone richardsonii Hook. Заросли кустарников в долинах горных речек, по берегам озер. Нередко.

A. sibirica L. Нивальные луговины в долинах горных речек, на горных склонах. Нередко.

Pulsatilla multifida (G. Pritz.) Juz. Щебнистые склоны бортов речных долин, моренных холмов. Нечасто.

Beckwithia chamissonis (Schlecht.) Tolm. Полосы обогащенного стока на пологих склонах увалов. Нечасто.

Ranunculus affinis R. Br. Луговины на речных террасах. Нередко.

R. gmelinii DC. Глинистые наносы в пойме реки. Редко.

R. nivalis L. Нивальные участки в долинах горных речек. Редко.

R. pygmaeus Wahlenb. Нивальные участки в долинах горных речек. Редко.

R. sulphureus C. J. Phipps. Галечники горных ручьев и речек. Редко.

Thalictrum alpinum L. Осоково-моховые кустарничковые тундры на речных террасах, в полосах стока на склонах увалов. Редко.

Papaver lapponicum (Tolm.) Nordh. subsp. *orientale* Tolm. Луговины у останцов в верхнем поясе гор, на речных террасах, берегах озер. Нечасто.

P. microcarpum DC. subsp. *czekanowskii* (Tolm.) Tolm. Осыпи и расщелины останцов на теплых горных склонах, галечники в каньоне. Редко.

Dicentra peregrina (J. Rudolph) Makino. Пятна мелкозема в полосах стока на склонах сопок. Нередко.

Corydalis arctica M. Pop. Евтрофные кустарничково-моховые тундры на пологих склонах увалов. Нередко.

Eutrema edwardsii R. Br. Травяно-моховые тундры на речных террасах. Редко.

Barbarea orthoceras Ledeb. Антропогенные луговины по берегам озер. Нередко.

Cardamine bellidifolia L. Нивальные участки в долинах речек и ручьев, на горных склонах. Нередко.

C. hyperborea O. E. Schulz. Галечники в поймах речек и ручьев. Нередко.

C. pratensis L. subsp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz. Галечный берег островка с колонией чаек. Очень редко.

Parrya nudicaulis (L.) Regel. Луговины и травяно-моховые тундры на пологих склонах увалов и холмов. Редко, иногда обильно.

Draba arctica Vahl. Осыпи среди останцов на теплых горных склонах, галечники на днище каньона, сухие луговины на речных террасах. Нередко.

D. cinerea Adams. У останцов на теплых склонах сопок, в долине реки. Нечасто.

D. fladnizensis Wulf. Полосы обогащенного стока на склонах увалов, у останцов. Редко.

D. hirta L. Береговые обрывы, расщелины скал-останцов и осыпи между ними, оползни в долинах горных ручьев и речек. Нечасто.

D. juvenilis Kom. Береговые валы у озер, галечные островки с колониями чаек, реже галечники рек и ручьев. Нечасто, местами обильно.

D. nivalis Liljebl. Луговины на галечниках горных рек и речек, на осыпях, у останцов, реже в дриадово-кобрезиевых тундрах на холмах. Нечасто.

D. parvisiliquosa Tolm. У останцов и на осыпях под ними в долине реки. Редко.

D. pseudopilosa Pohle. Пятна мелкозема в полосах обогащенного стока на пологих склонах увалов. Нечасто.

Rhodiola rosea L. subsp. *integrifolia* (Raf.) Petrovsky. Пятна мелкозема в полосах обогащенного стока на пологих склонах холмов. Нечасто.

Saxifraga bronchialis L. Сухие мелкоземистые склоны моренных холмов, кустарничковые тундры на плоских вершинах увалов. Нередко.

S. calycina Sternb. Полосы обогащенного стока на пологих склонах увалов. Нередко.

S. cernua L. Береговые валы у озер, галечники рек и ручьев. Нередко.

S. eschscholtzii Sternb. Щебнистые холодные склоны и перевалы в верхнем поясе гор. Очень редко.

S. funstonii (Small.) Fedde. Щебнистые склоны и вершины сопок, на скалах и осыпях у останцов, на островках с колониями чаек. Часто.

S. foliolosa R. Br. Моховые участки на пойменных террасах рек. Редко.

S. hirculus L. Полосы обогащенного стока и евтрофные кустарничково-моховые тундры на пологих склонах увалов и холмов. Нечасто, местами обильно.

S. hieracifolia Waldst. et Kit. Луговины в долинах горных речек. Нередко.

S. hyperborea R. Br. Галечники реки. Редко.

S. nelsoniana D. Don. Галечники горных ручьев и речек, луговины у наледей, полосы стока на горных склонах. Нечасто.

S. nivalis L. Галечники реки, расщелины скал и осыпи по бортам каньона, берега озер. Нечасто, иногда очень обильно.

Chrysosplenium alternifolium L. subsp. *sibiricum* (Sér. ex DC.) Hult. Глинистые наносы и расщелины скал на днище каньона. Очень редко.

C. tetrandrum (Lund) Th. Fries. Галечники рек и ручьев. Нечасто.

Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht. Галечники горных речек. Очень редко.

P. palustris L. subsp. *neogaea* (Fern.) Hult. Глинистые наносы и каменистые развалы на днище каньона. Очень редко.

Ribes triste Pall. Заросли кустарников в закрытых глубоких межгорных долинах, в редколесьях, реже среди кедрового стланика. Нередко.

Spiraea beauverdiana Schneid. Осыпи под останцами, заросли кедрового стланика на теплых склонах в защищенных речных долинах. Нередко.

Rubus arcticus L. Заросли кустарников на речных террасах, у подножия пологих увалов и холмов, по берегам озер. Нечасто.

R. chamaemorus L. Заболоченные участки на пологих склонах увалов, у подножия склонов сопок, часто на кочках *Eriophorum vaginatum*. Нечасто.

Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz. Галечники рек и ручьев, среди кустарников по берегам озер, на пологих склонах увалов, реже на щебнистых склонах сопок, у останцов. Часто и обильно.

Comarum palustre L. Травяно-моховые болотца в устьях рек и ручьев. Редко.

Potentilla anachoretica Sojak. Расщелины скал-останцов в верхнем поясе гор. Очень редко.

P. anadyrensis Juz. Приводится по «Арктической флоре СССР» (т. 9, 1984 : 205). Нами не обнаружен.

P. arenosa (Turcz.) Juz. Мелкоземистые осыпи и расщелины скал-останцов на теплых склонах сопок. Редко.

P. hyparctica Malte s. str. Галечные берега озер в северной части исследованного района. Редко.

P. crebridens Juz. subsp. *hemicryophila* Jurtz. Осыпи и карнизы скал-останцов, галечные террасы рек и речек, теплые щебнистые склоны гор. Часто.

P. subvahliana Jurtz. Дриадовая щебнисто-пятнистая тундра на склоне сопки в верхнем поясе гор. Единственная находка.

P. stipularis L. Галечники рек и озер, сухие луговины на увалах и моренных холмах. Обильно и обычно.

P. uniflora Ledeb. Пятна мелкозема на пологих склонах увалов, на вершинах сопок, у останцов. Нечасто.

Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle. Щебнистые склоны и вершины сопок, задернованные пологие склоны увалов. Часто.

Dryas punctata Juz. Почти повсеместно, кроме болот. Доминирует на щебнистых склонах сопок и вершинах увалов. Обычно.

Rosa acicularis Lindl. Южные защищенные склоны сопок и борта речных долин, среди кустарников. Нередко.

Astragalus alpinus L. s. str. Галечники рек и речек, кустарничково-моховые тундры на горных перевалах. Нечасто.

A. frigidus (L.) A. Gray subsp. *parviflorus* (Turcz.) Hult. Галечники речек, заросли пойменных кустарников. Нередко.

A. kolymensis Jurtz. Щебнистые склоны сопок, плоские вершины невысоких холмов. Нечасто.

A. umbellatus Bunge. Кустарничково-мохово-лишайниковые тундры на перевалах и в верхних частях склонов сопок. Редко.

Oxytropis leucantha (Pall.) Bunge subsp. *tschukotcensis* Jurtz. Кустарничковые мохово-лишайниковые тундры в верхнем поясе гор. Нередко.

O. maydelliana Trautv. Кустарничковые моховые тундры на пологих склонах увалов, на террасах горных речек и ручьев. Нередко.

O. czukotica Jurtz. Щебнистые вершины и верхние части склонов сопок, обилен в кустарничковых мохово-лишайниковых тундрах на перевалах. Часто.

Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell. subsp. *tschuktschorum* Jurtz. Травяно-кустарничковые моховые тундры на горных террасах, луговины у останцов, на речных террасах. Обычно.

Empetrum subholarcticum V. Vassil. Почти повсеместно, кроме болот. Доминирует в сухих кустарничковых тундрах на склонах и вершинах увалов, надпойменных террасах рек. Обычно.

Viola epipsiloides A. et D. Löve. Луговины на галечниках реки, у наледи, на днище каньона. Нечасто.

Epilobium arcticum Samuels. Пятна мелкозема в полосах стока на пологих склонах увалов. Редко.

Chamerion angustifolium (L.) Holub. Борта каньона, у нор сусликов, осыпи у скал-останцов, нарушенные участки, где обилен. Обычно.

C. latifolium (L.) Holub. Галечники рек и озер, реже на останцах и осыпях между ними. Обычно.

Hippuris vulgaris L. Мелководья озер, низины в устьях речек. Редко.

Bupleurum triradiatum Adams ex Hoffm. Кустарничковые щебнистые тундры на вершинах и склонах увалов, моренных холмах. Нередко.

Cnidium cnidiifolium (Turcz.) Schischk. Луговины на осыпях у подножия бортов речной долины. Редко.

Pachypleurum alpinum Ledeb. Луговины на карнизах и у подножия останцов. Редко, местами обильно.

Pyrola grandiflora Radius. Моховые дернины среди кустарников на пологих склонах увалов и в редколесьях, реже в кустарничковых тундрах. Часто.

Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz. Моховые дернины в редколесьях, реже в тундрах на пологих склонах увалов. Нечасто.

Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud. Почти повсеместно, кроме сырых травяных болот в долинах рек. Содоминирует в кустарничковых тундрах на склонах увалов и холмов. Обычно.

Rhododendron aureum Georgi. Места снежных забоев в нижних частях горных склонов, на перевалах, реже среди парковых зарослей кустарников ольхи и кедровника, в прирусловых кустарниках. Часто, иногда обильно.

R. parvifolium Adams. Кустарничковые щебнистые тундры на склонах и вершинах сопок и холмов. Часто, иногда очень обильно.

Cassiope ericoides (Pall.) D. Don. Каменистые склоны увалов (где бывает обилен), реже осыпи между останцами в закрытых долинах. Нечасто.

C. tetragona (L.) D. Don. Почти повсеместно, кроме сухих открытых вершин и склонов сопок. Доминирует на нивальных участках. Обычно.

Andromeda polifolia L. subsp. *pumila* V. Vinograd. Моховые дернины в полосах стока на горных склонах и речных террасах. Часто.

Arctous alpina (L.) Niedenzu. Почти повсеместно, кроме сырых болот. Содоминант кустарничковых тундр на сухих щебнистых склонах и террасах. Обычно.

A. erythrocarpa Small. Полосы обогащенного стока на склонах увалов, на невысоких вершинах холмов. Нечасто.

Vaccinium vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult. Почти повсеместно, кроме сырых мочажин и низин на террасах. Обычно.

V. uliginosum L. subsp. *microphyllum* Lange. Почти повсеместно, кроме сухих щебнистых вершин сопок. Обычно.

Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr. Моховые болотца на речных террасах в закрытых долинах горных речек. Редко.

Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai. Кустарничковые тундры в верхнем поясе гор, реже на более низких уровнях. Часто.

Androsace chamaejasme Wulfen subsp. *arctisibirica* Korobkov. Нивальные участки в верхнем поясе гор. Нечасто.

A. ochotensis Willd. ex Roem. et Schult. Щебнистые сухие тундры на открытых склонах и вершинах сопок. Нечасто.

A. septentrionalis L. Галечники реки, осыпи возле останцов, песчано-галечные склоны моренных холмов. Нередко.

Gentiana glauca Pall. Кустарниковые моховые тундры в нижних частях горных склонов, увалов, по берегам озер. Часто.

G. tenella Rottb. Галечники реки. Нередко, местами обильно.

Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult. Луговины на речных террасах, берегах озер, кустарниковые тундры на склонах увалов. Часто.

Myosotis asiatica (Vestergr.) Schischk. et Serg. Расщелины скал-останцов и бортов каньона, где очень обилен, луговины у подножия бортов. Нередко.

Eritrichium tschuktschorum Jurtz. et Petrovsky. Сухие кустарничковые тундры на холмах-моренах и склонах увалов, реже в верхнем поясе гор. Нередко.

E. villosum (Ledeb.) Bunge. Полосы обогащенного стока на пологих склонах и вершинах увалов. Часто.

Dracocephalum palmatum Steph. ex Willd. Осыпи и карнизы скал-останцов на теплых склонах в закрытых межгорных долинах. Редко.

Thymus oxyodontus Klok. Осыпи и расщелины скал-останцов на теплых склонах в закрытых межгорных долинах. Редко.

Lagotis minor (Willd.) Standl. Полосы обогащенного стока на склонах увалов, реже на склонах сопок. Нечасто, иногда обильно.

Pedicularis alopecuroides Stev. ex Spreng. Щебнистые склоны сопок и увалов. Нечасто.

P. amoena Adams ex Stev. Полосы обогащенного стока на склонах увалов, чаще в щебнистых дриадовых тундрах. Обычно.

P. labradorica Wirsing. Кустарниковые моховые тундры на пологих склонах увалов. Нередко.

P. lapponica L. Кустарниковые и кустарничковые тундры на склонах увалов и сопок. Обилен в полосах обогащенного стока. Обычно.

P. oederi Vahl. Полосы обогащенного стока на пологих склонах увалов и холмов. Часто, местами обильно.

P. sudetica Willd. subsp. *albolabiata* Hult. Полосы обогащенного стока на склонах увалов и холмов, реже в редколесьях. Нечасто.

Pinguicula villosa L. Моховые дернины в редколесьях в закрытых глубоких речных долинах. Редко.

P. spathulata Ledeb. Сфагновая дернина в полосе обогащенного стока в закрытой речной долине. Однажды.

Galium boreale L. Луговины у останцов на южных склонах в закрытых межгорных долинах. Редко.

Valeriana capitata Pall. ex Link. Полосы обогащенного стока, луговины на речных террасах, по берегам озер, кустарниковые моховые тундры. Обычно.

Aster alpinus L. s. l. Осыпи и карнизы скал-останцов на южных склонах сопок и бортах речных долин. Нередко.

Erigeron eriocephalus J. Vahl. Глинистые наносы на днище каньона. Редко.

E. humilis J. Grah. Евтрофные кустарничковые моховые тундры на пологих склонах увалов, в долинках горных ручьев. Редко.

Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman. Кустарничковые тундры на открытых горных склонах, сухих речных террасах, среди кустарников. Нередко.

Tanacetum boreale Fisch. ex DC. Луговины на теплых мелкоземистых склонах бортов речных долин. Редко.

Artemisia arctica Less. subsp. *ehrendorferi* Korobkov. Галечники рек и ручьев, кустарничковые моховые тундры на склонах и вершинах увалов и холмов, редко в верхнем поясе гор. Обычно.

A. borealis Pall. s. str. Галечники реки, где иногда доминирует. Нередко.

A. furcata Bieb. Щебнистые склоны и вершины сопок и холмов, реже полосы обогащенного стока на склонах увалов. Часто.

A. glomerata Ledeb. Щебнистые склоны сопок в верхнем поясе гор, на осыпях у останцов. Очень редко.

A. kruhsiana Bess. s. str. Галечники рек и ручьев, осыпи у останцов на бортах речной долины, реже на щебнистых склонах. Часто, иногда обильно.

Petasites frigidus (L.) Fries. Кустарничковые моховые и травяные тундры, в полосах обогащенного стока на увалах, на речных террасах. Нередко.

P. glacialis (Ledeb.) Polunin. Нивальные участки на склонах и вершинах сопок, на галечных островах. Часто.

P. sibiricus (J. F. Gmelin) Dingwall. Глинистые наносы в каньоне реки, в луговинах среди ивовых рощ. Нередко.

Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin. Луговины и заросли пойменных кустарников на склонах каньона, в долинах горных ручьев, у останцов. Нечасто.

Senecio frigidus (Richards.) Less. Полосы обогащенного стока на склонах увалов, евтрофные моховые кустарничковые тундры на склонах холмов. Часто, местами обильно.

S. integrifolius (L.) Clairv. s. l. Травяно-кустарничковые моховые тундры в верхнем поясе гор, у останцов. Редко.

S. kjellmannii A. Pors. Полосы обогащенного стока на склонах увалов и холмов. Редко, местами обильно.

S. resedifolius Less. Полосы обогащенного стока на пологих склонах увалов и холмов. Нечасто.

S. tundricola Tolm. subsp. *lindstroemii* (Ostenf.) Korobkov. Кустарничковые и травяные лишайниково-моховые тундры на склонах увалов, холмов, на карнизах скал-останцов. Обычно.

Saussurea tilesii (Ledeb.) Ledeb. Сухие щебнистые тундры на вершинах холмов и увалов. Часто.

Taraxacum anadyricum Tzvel. Расщелины скал-останцов, щебнистые нивальные участки на склонах в верхнем поясе гор. Очень редко.

T. ceratophorum DC. Галечники на днище каньона. Часто.

T. korjakorum Chark. et Tzvel. Галечники рек и ручьев, расщелины скал-останцов, осыпи между ними. Нередко.

T. macilentum Dahlst. Разнотравные луговины на галечниках рек и озер. Нечасто.

T. sibiricum Dahlst. Нивальные участки на горных склонах в верхнем поясе гор, в руслах ручейков. Очень редко.

Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz. Щебнистые южные склоны сопок, полосы обогащенного стока на пологих склонах увалов и холмов. Нечасто.

C. nana Richards. Щебнистые склоны сопок преимущественно южной экспозиции, реже галечники рек и ручьев. Нередко.

Как видно из приведенного перечня, флора окр. оз. Бол. Нутенеут довольно типична для юго-восточных районов Анюйского нагорья. Таксономическая

ТАБЛИЦА 1

Ведущие семейства и роды во флоре окр. оз. Бол. Нутенеут

Ведущие семейства	Число видов	%	Ведущие роды	Число видов
1—2. *Poaceae*	30	10.6	*Carex*	21
1—2. *Cyperaceae*	30	10.6	*Salix*	18
3. *Asteraceae*	27	9.5	*Saxifraga*	11
4. *Caryophyllaceae*	20	7.1	*Draba*	8
5. *Salicaceae*	18	6.4	*Potentilla*	8
6—7. *Ranunculaceae*	16	5.6	*Eriophorum*	7
6—7. *Rosaceae*	16	5.6	*Pedicularis*	6
8. *Brassicaceae*	14	4.9	*Poa*	6
9. *Saxifragaceae*	13	4.6	*Calamagrostis*	5
10—12. *Fabaceae*	8	2.8	*Luzula*	5
Всего в 10 семействах	192	67.8	*Betula*	5
10—12. *Juncaceae*	8	2.8	*Ranunculus*	5
10—12. *Ericaceae*	8	2.8	*Minuartia*	5
			Artemisia	5
			Senecio	5
			Taraxacum	5

структура изученной флоры (видовой состав и роль ведущих семейств и родов) свидетельствует об ее принадлежности к флорам чукотского типа (табл. 1). Спектр ведущих семейств почти аналогичен таковому для флор лесотундровых и южных тундровых районов нагорья.

Особенности локальной флоры (ЛФ) «Нутенеут» можно выявить путем сравнения с локальными флорами ближайших изученных территорий. Таковыми в этом районе являются флоры, обследованные в окр. перевала Пеледонские Ворота, в бассейнах рек Белой, Левой Саламихи и Бол. Пеледон — левых средних притоков р. Яблон (Петровский, Плиева, 1986). Окрестности оз. Бол. Нутенеут отличаются прежде всего более мягкими формами рельефа с небольшими колебаниями высот (наибольшая амплитуда — 600 м), именно поэтому здесь отсутствует большая серия видов, тяготеющих к верхнему поясу гор и часто встречающихся на Колымско-Анадырском водоразделе, в том числе и в упомянутых выше локальных флорах района перевала Пеледонские Ворота. Наиболее характерными представителями этой серии видов являются *Poa pseudoabbreviata, Salix phlebophylla, Ranunculus grayi, Papaver hypsipetes, Draba lonchocarpa, D. stenopetala, Saxifraga serpyllifolia, Oxytropis semiglobosa, Gentiana algida, Taraxacum jurtzevii, T. petrovskyi, T. soczavae.* В составе наиболее сходной с флорой оз. Бол. Нутенеут ЛФ «Р. Бол. Пеледон» имеется по крайней мере 50—60 видов этой серии, отсутствующих в первой. Обычно, как показал опыт изучения соседних локальных флор в Анюйском нагорье, флоры гипоарктического типа отличаются друг от друга прежде всего элементами, присущими необлесенным участкам и территориям. Можно констатировать, что и в ЛФ «Нутенеут» наблюдается такая же особенность.

В составе ЛФ «Нутенеут» отмечены не встреченные в районе перевала Пеледонские Ворота виды: *Juniperus sibirica, Agrostis kudoi, Helictotrichon dahuricum, Koeleria asiatica, Carex appendiculata, Betula platyphylla* s. l., *Rumex graminifolius, Lychnis sibirica* subsp. *samojedorum, Cardamine pratensis, Thymus oxyodontus, Pinguicula spathulata, Erigeron humilis, Taraxacum anadyricum.* Эти виды поселяются, как правило, в нижнем поясе гор — в нижних частях склонов и на днищах долин. Различия видового состава ЛФ «Нутенеут» и локальных флор района перевала Пеледонские Ворота в основном объясняются

ТАБЛИЦА 2

Соотношение географических элементов во флоре окр. оз. Бол. Нутенеут

Географические фракции	Географические группы	Число видов	%
Долготные			
Циркумполярная	Циркумполярная	96	33.9
Всего во фракции		96	33.9
Евразиатская	Евразиатская	8	2.8
	Сибирская	13	4.6
	Восточносибирская	33	11.7
	Чукотско-охотская	10	3.5
Всего во фракции		64	22.6
Преимущественно евразиатская	Евразиатско-западноамериканская	18	6.4
	Сибирско-западноамериканская	19	6.7
Всего во фракции		37	13.1
Амфиберингийская	Сибирско-американская	19	6.7
	Восточносибирско-западноамериканская	27	9.6
	Чукотско-западноамериканская	19	6.7
Всего во фракции		65	23.0
Преимущественно американская	Восточносибирско-американская	14	4.9
	Чукотско-американско-европейская	5	1.8
	Чукотско-американская	2	0.7
Всего во фракции		21	7.4
Широтные			
Арктическая	Арктическая	14	4.9
	Метаарктическая	56	19.8
	Арктоальпийская	60	21.2
Всего во фракции		130	45.9
Гипоарктическая	Гипоарктическая	37	13.1
	Гипоарктомонтанная	54	19.1
Всего во фракции		91	32.2
Бореальная	Арктобореальная	41	14.5
	Бореальная	21	7.4
Всего во фракции		62	21.9
Всего видов во флоре		283	100.0

Примечание. Система географических элементов для флор Чукотки разработана Б. А. Юрцевым с соавт. (1979).

присутствием (или отсутствием) на каждой из сравниваемых территорий определенных типов местообитания, и прежде всего тем, что в окр. оз. Бол. Нутенеут очень невелика доля открытых щебнистых вершин, гребней, террас и участков с длительно залеживающимися снежниками. В то же время в ЛФ «Нутенеут» не встречены такие обычные в Анюйском нагорье виды, как *Salix*

schwerinii, Pulsatilla dahurica, Ranunculus lapponicus, Papaver paucistaminum, Erysimum pallasii, E. hieracifolium, Artemisia tilesii, отмеченные и в районе перевала Пеледонские Ворота, что, вероятно, объясняется отсутствием на территории ЛФ «Нутенеут» хорошо развитых пойменных и надпойменных речных террас.

Во всяком случае отсутствие какого-либо вида не связано в этом районе с его климатическими или историческими пределами распространения и чаще всего может быть объяснено локальными экологическими различиями.

По сравнению с локальными флорами района перевала Пеледонские Ворота ЛФ «Нутенеут» включает в себя бо́льшую часть видов бореальной и гипоарктической фракций и соответственно содержит меньше видов арктической фракции (табл. 2). В ЛФ «Нутенеут» виды бореальной и гипоарктической фракций составляют вместе 55% при доминировании видов гипоарктической фракции, тогда как арктические виды — только 45%, что указывает на несомненно гипоарктический характер этой флоры.

На фоне сравниваемых локальных флор ЛФ «Нутенеут» довольно богатая, по числу видов она приближается к самой богатой локальной флоре из района перевала Пеледонские Ворота — ЛФ «Р. Сох» (286 видов) и равна сдвоенной локальной флоре «Р. Бол. Пеледон + Р. Ягодная» (282 вида) из того же района (Петровский, Плиева, 1986).

Наблюдается замечательное сходство (первый случай в наших исследованиях) в соотношении долготных географических элементов ЛФ «Нутенеут» и равной ей по видовому богатству сдвоенной флоры «Р. Бол. Пеледон + + Р. Ягодная», что объясняется, по-видимому, прежде всего сходством рельефа занимаемых ими территорий. Тот факт, что географические структуры флор разных по площади территорий (300 и 600 км^2) оказались почти идентичными как в процентном, так и в абсолютном (по числу видов) выражении, позволяет сделать вывод о правомерности сопоставления долготных географических структур флор, занимающих неравные площади!

Таким образом, ЛФ «Нутенеут» по видовому составу и соотношению географических элементов незначительно отличается от локальных флор района перевала Пеледонские Ворота и может быть объединена с ними как часть единой региональной флоры. Территория окр. оз. Бол. Нутенеут может быть включена в состав того же флористического района, что и территории изученных локальных флор района перевала Пеледонские Ворота.

Анализ видового состава и структуры ЛФ «Нутенеут» свидетельствует о принадлежности ее к ряду горных лесотундровых флор, характерных для восточных районов Анюйского нагорья, расположенных на границе Арктической и Бореальной флористических областей. Несмотря на гипоарктический тип (отношение фракций «арктические : неарктические» составляет 46 : 54) флоры, ЛФ «Нутенеут» может рассматриваться как южный вариант восточноанюйских флор, входящих в пределы Чукотской провинции Арктической флористической области. Этот вывод носит предварительный характер, так как отсутствуют данные о флорах, находящихся южнее и западнее изученной территории. В данном случае подчеркивается лишь большое сходство исследованной флоры с другими однотипными флорами.

Таким образом, оставляя открытым вопрос об отнесении территории ЛФ «Нутенеут» к одной из флористических областей, еще раз подчеркнем значительное типологическое сходство этой ЛФ с флорами района перевала Пеледонские Ворота.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Т. 7—10 / Под ред. А. И. Толмачева, Б. А. Юрцева. М.— Л., 1979—1987.

Петровский В. В., Плиева Т. В. К флоре Колымско-Анадырского водораздела // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1354—1365.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщ. 1, 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122; Вып. 6. С. 74—83.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 30 V 1994

SUMMARY

The local flora in the vicinity of the Nuteneut Lake numbers 283 vascular plant species, 45 families and 122 genera. Its taxonomic and geographic structure shows that it belongs to the Chuckotka type of hypoarctic flora. The close typological similarity between the local flora «Nuteneut» and the local floras in the vicinity of the pass «Peledonskye Vorota» (the basin of middle and lower stream of Yablon River) is observed. An absolute resemblance of the structure of longitudinal geographic groups of a flora (local flora «Nuteneut») and the double flora (the sum flora of the two local floras «Bolshoi Peledon and Yagodnaya») was noted in our investigations for the first time. It allows to make a conclusion that the longitudinal structure of floras with different territorial size can be compared with each other.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.48

Е. Н. Немирович-Данченко

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ СЕМЯН СЕМЕЙСТВА *ITEACEAE*

E. N. NEMIROVICH-DANCHENKO. MORPHOLOGY AND ANATOMY OF THE SEEDS IN THE FAMILY *ITEACEAE*

Описано строение семян *Itea virginica*, *I. chinensis*, *Choristylis rhamnoides*. По основным анатомо-морфологическим характеристикам семена *C. rhamnoides* сходны с семенами видов рода *Itea*.

Мы продолжаем публикацию данных о строении малоизученных семян представителей различных семейств порядка *Saxifragales*, не имеющих к тому же определенного статуса в системе покрытосеменных. Сюда относятся семейства *Penthoraceae* и *Francoaceae*, семена которых были исследованы ранее (Немирович-Данченко, 1994а, б), а также сем. *Iteaceae*. Последнее либо рассматривается как монотипное (Тахтаджян, 1966) в составе порядка *Grossulariales*, либо вместе с родом *Choristylis* помещается в порядок *Saxifragales* (Тахтаджян, 1987), либо роды *Itea* и *Choristylis* включаются в сем. *Escalloniaceae* порядка *Cunoniales* (Hutchinson, 1973). Описания строения семян *Choristylis* в доступной нам литературе нет; в роде *Itea* фрагментарно описана (без иллюстраций) семенная кожура 2 видов (Krach, 1976).

Материал и методика

Исследованы семена *Itea virginica* L. из коллекции Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, а также семена *I. chinensis* Hook. et Arn. и *Choristylis rhamnoides* Harv. из коллекции Royal Botanic Gardens, Kew, за присылку которых я признательна английским коллегам.

Временные препараты изучались по методике, описанной ранее (Немирович-Данченко, 1994а, б).

Результаты и обсуждение

Семена *Choristylis rhamnoides* мелкие (до 1 мм), коричневые, бобовидные, слаборебристые, с несколько оттянутыми вниз и заостренными концами. Семенной шов с широким многорядным проводящим пучком проходит по вогнутой стороне семени, рубчик хорошо заметен (рис. 1, *1—5б*; см. таблицу-вклейку, *1*). Поверхность семени вогнутоячеистая, границы клеток четкие. Кутикула образует сплошной неровный зернистый слой из мелких хлопьев-чешуек неправильной формы (см. таблицу, *1*).

В семенной кожуре выделяется экзотеста, состоящая из крупных клеток, квадратных или чуть удлиненных в плане (см. таблицу, *1*, *2*). На поперечном срезе клетки экзотесты вытянуты поперек оси семени, блюдцевидно уплощенные, с утолщенной за счет отложений целлюлозы наружной и более тонкими антиклинальными и внутренней периклинальной стенками (рис. 1, *5а*).

Периферические слои клеточной оболочки почти бесцветные, бледно-желтые, а внутренние более темные (из-за флобафенов). Приподнятые края антиклиналей 2 соседних клеток образуют выступы, хорошо видимые с поверхности семени; они могут возникать и за счет складчатости наружной стенки. Клетки экзотесты при асимметричном вытягивании перпендикулярно поверхности соприкасаются длинными сторонами и, располагаясь продольными рядами, формируют ребра (рис. 1, *3—5б*). Содержимое клеток пропитано флобафенами и окрашено в темно-коричневый цвет. Экзотесту покрывает мощная кутикула, почти равная по толщине наружной стенке; периферический слой кутикулы неровно тонкозернистый (см. таблицу, *2*). Под экзотестой залегает относительно толстый, бесструктурный темно-коричневый слой, в котором кое-где сохраняются отдельные неразрушенные клетки, более всего различимые вдоль семенного шва, где можно обнаружить до 7 их рядов. В крассинуцеллятных семязачатках *C. rhamnoides* описан один 6—7-слойный интегумент (Mauritzon, 1933), так что семенная кожура слагается его производными.

Эндосперм отделен от семенной кожуры гомогенной тонкой кутикулой, более темной окраски, чем наружная. Эндосперм представлен 2 рядами крупных и 1—2 рядами более мелких клеток, заполненных жирами и белками. В области микропиле и халазы над эндоспермом просматриваются незначительные остатки нуцеллуса, на латеральных сторонах семени их нет. Зародыш изогнутый, большой, с короткими толстыми семядолями и длинной гипокотиль-корневой осью, запасает белки и жиры.

Семена *Itea virginica* и *I. chinensis* значительно различаются по форме. У *I. chinensis* семена 2.5—3 мм дл., веретеновидные, с сильно вытянутыми в отростки концами, на которых выступают спиралевидно изгибающиеся продольные ребра, в одном из них проходит семенной шов с широким проводящим пучком (рис. 1, *6—10*).

Поверхность над «ядром» семени ровная, длинноячеистая, слагается рядами узких вытянутых клеток экзотесты (рис. 1, *11*); в отростках клетки изгибаются, при этом клеточные ряды чуть смещаются в одном направлении, образуя подобие спиралей. Наружные стенки экзотесты покрыты толстым тонкозернистым слоем кутикулы.

У *I. virginica* семена около 1 мм дл., но в поперечнике они больше, чем у *I. chinensis* (на рис. 2, *1—3* все детали даны в одном увеличении), овальнояйцевидные, несколько сжатые с боков; килевидный тупой семенной шов с более тонким проводящим пучком (рис. 3, *1*, *2*). Поверхность семян ровная, плоскоячеистая, антиклинальные стенки слегка приподняты, и границы клеток четко выражены. Кутикула тонкая, гомогенная, только на антиклиналях очень мелкозернистая (см. таблицу, *2*, *3*; рис. 3, *3*, *4*).

Семенная кожура в роде *Itea* образована двумя интегументами (Mauritzon, 1933), но наибольшего развития достигает наружная эпидерма наружного интегумента — экзотеста; дериваты остальных слоев облитерированы до более или менее узкого слоя или тонкой пленки. Строение экзотесты у изученных видов несколько различается.

Клетки экзотесты *I. virginica* неправильно полигональные в плане, на поперечном срезе прямоугольные, квадратные или слабоуплощенные, с тонким слоем кутикулы (рис. 3, *3*, *4*). Наружные периклинальные клеточные стенки сильно утолщаются за счет целлюлозы, их окраска изменяется от яркой золотисто-желтой на периферии до темно-коричневой около полости клетки. Антиклинали обнаруживаются только благодаря иному светопреломлению, они утолщены в верхней половине в форме двояковыпуклой линзы, нижняя часть, как и внутренние периклинальные стенки, остается тонкой. Полость клетки заполнена темно-вишневым содержимым, лишь иногда в ней видны просветы (трещины?) (рис. 3, *3*). Глубже располагается темно-вишневый слой из 3—5 рядов клеток разной сохранности, но большей частью разрушенных и тон-

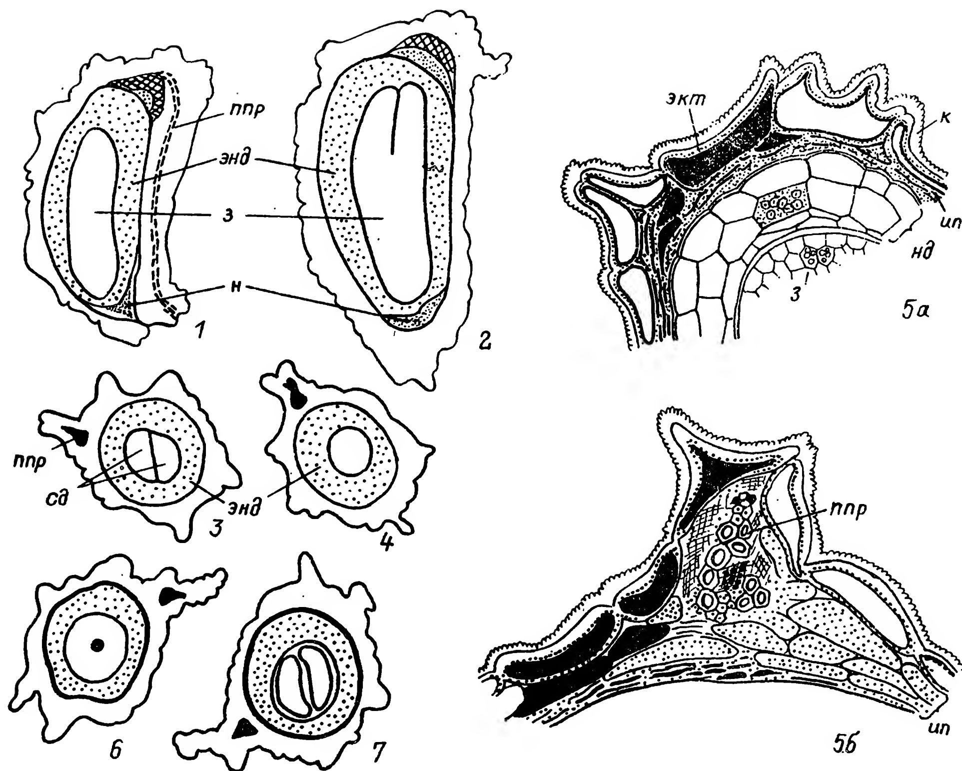


Рис. 1. Строение семян *Choristylis rhamnoides* (*1—5*) и *Itea chinensis* (*6—11*).

Срезы семян, схема: *1, 2, 8, 9* — продольные; *3, 4, 6, 7* — поперечные; *5а, 10а* — детали строения семени на поперечных срезах; *5б, 10б* — детали строения семенной кожуры на поперечных срезах; *11* — вид клеток экзотесты с поверхности. *г* — гипостаза, *з* — зародыш, *ип* — интегументальная паренхима, *к* — кутикула, *н* — нуцеллус, *ппр* — проводящий пучок рафе, *сд* — семядоли, *т* — теста, *тг* — тегмен, *экт* — экзотеста, *энд* — эндосперм.

костенных. В области микропиле они оформлены в виде конуса из многослойной, почти гомогенной массы, который, судя по расположению, принадлежит к производным внутреннего интегумента (промежуточная кутикула не обнаруживается; рис. 3, *1*). В халазе мелкие тонкостенные клетки сливаются с гипостазой в единую структуру, и сюда подходит проводящий пучок рафе. В микропилярной и халазальной частях семени сохраняются остатки нуцеллуса (семязачаток *Itea* крассинуцеллятный: Mauritzon, 1933), нуцеллярная кутикула четко различима. Эндосперм представлен 4 рядами крупных клеток с жирами и белками и тонким слоем облитерированных клеток (рис. 3, *3*).

Зародыш изогнутый, большой, дифференцирован на лопатовидные семядоли и гипокотиль-корневую ось; прокамбиальный пучок хорошо выражен (рис. 2, *1*; 3, *1*, *2*).

Семена *I. chinensis* имеют в целом такой же план строения, но отличаются деталями и сохранностью тканей. Клетки экзотесты, как упоминалось, длинные и имеют неправильную форму на отростках. Кутикула толще, чем у *I. virginica*, и по рисунку напоминает наружную кутикулу *Choristylis rhamnoides*, хотя несколько тоньше ее. На поперечном срезе клетки прямоугольные, их наружная стенка плоская или слабовыпуклая, утолщается равномерно или линзовидно. Как и у *Itea virginica*, периферические утолщенные слои стенки окрашены слабее, чем внутренние, но имеют слоистую структуру, а содержимое клетки более светлое, серовато-коричневое. Субэпидерма, напротив,

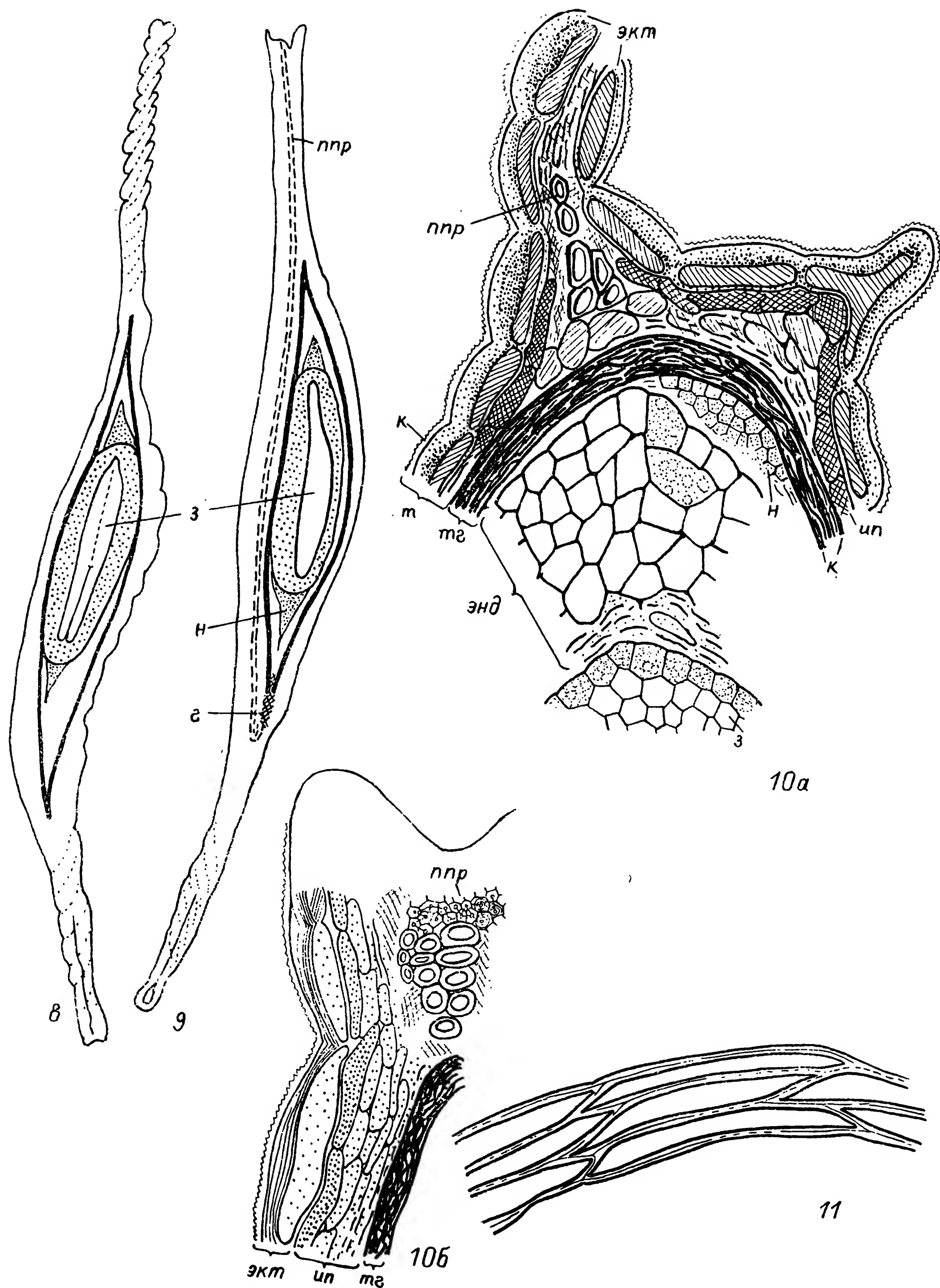


Рис. 1 (*продолжение*).

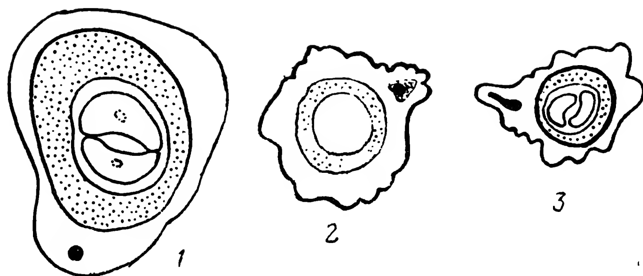


Рис. 2. Поперечные срезы семян *Itea virginica* (*1*), *Choristylis rhamnoides* (*2*), *Itea chinensis* (*3*).
Срезы даны в одном масштабе.

формируется клетками с интенсивной темно-вишневой окраской, что выделяет ее и среди остальных паренхимных слоев, наиболее отчетливо различимых вдоль рафе (рис. 1, *10*). Паренхима состоит из тонкостенных клеток, в большей части семенной кожуры разрушенных. К ней прилегает тегмен в виде довольно широкого (в области рафе он такой же толщины, как экзотеста вместе с субэпидермой) почти черного слоя из плотно спрессованных остатков клеток, которые иногда различимы под проводящим пучком, где они достаточно крупные (рис. 1, *10*). Вблизи халазы тегмен более массивный и смыкается с гипостазой. (У *I. macrophylla* (секция *Sempervirentes*) тегмен не описан, упомянута только экзотеста (Krach, 1976), имеющая сходное строение с таковой у *I. virginica*).

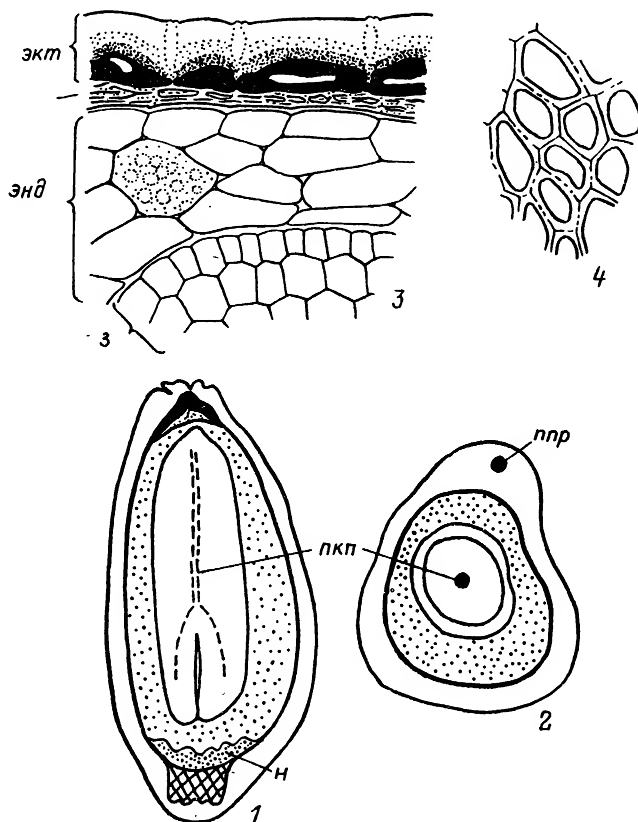


Рис. 3. Строение семян *Itea virginica.*

1, *2* — продольный (*1*) и поперечный (*2*) срезы семени, схема; *3* — поперечный срез семени, деталь; *4* — вид клеток экзотесты с поверхности. *пкп* — прокамбиальный пучок. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Промежуточная кутикула очень тонкая, кутикула между тегменом и эндоспермом в 2—3 раза толще. Проводящий пучок семенного шва широкий. Эндосперм представлен 4—5 рядами клеток, содержащих жиры и белки, и зоной облитерированных клеток без содержимого (рис. 1, *10*). У исследованных образцов *I. chinensis* почти на всем протяжении «ядра» семени сохранился нуцеллус, образующий на полюсах семени над эндоспермом длинный конус, периферические слои которого состоят из опробковевших клеток. Зародыш изогнутый, характеризуется слабоуплощенными семядолями и отсутствием в них прокамбиального тяжа.

Итак, различия в строении семян 2 исследованных видов *Itea* сводятся к количественным признакам. *I. chinensis* отличается большей сохранностью нуцеллуса, дериватов наружного и внутреннего интегументов в семенной кожуре и массивным проводящим пучком рафе, что позволяет рассматривать семена этого вида (секция *Sempervirentes*) как более примитивные. У *I. virginica* (секция *Deciduae*) в семенной кожуре можно иногда обнаружить под экзотестой еще 5—6 рядов клеток (Krach, 1976; наши данные), но какие-либо следы внутреннего интегумента отсутствуют, тогда как у *I. chinensis* слой производных внутреннего интегумента достигает значительной толщины. Что касается рода *Choristylis*, то главная особенность его семян — происхождение семенной кожуры из однопокровного семязачатка с 6—7-слойным интегументом; в роде *Itea* семязачатки двупокровные (Mauritzon, 1933). По основным анатомо-морфологическим характеристикам у семян *Choristylis* и *Itea* проявляется несомненное сходство в строении семенной кожуры, выраженности проводящего пучка рафе, наличии остатков нуцеллуса, составе запасных веществ эндосперма и его строении, форме и размерах зародыша. Вторичные целлюлозные утолщения клеточных стенок экзотесты *Choristylis* происходят, как и у видов *Itea*, по Reseda-типу, описанному F. Netolitzky (1926), однако толщина стенок, распределение в них пигмента и мощность кутикулы более напоминают таковые у *I. chinensis*. Блюдцевидная форма или складчатость наружной стенки клеток экзотесты *Choristylis* приводит к образованию вогнутоячеистой скульптуры поверхности семени; у *Itea virginica* и *I. chinensis* наружные стенки ровные и формируется соответственно плоскоячеистая и длинноячеистая скульптура поверхности. В эндосперме обоих родов в качестве запасных веществ откладываются белки и жиры. Рисунок вторичных утолщений стенок экзотесты, их химический состав (целлюлоза), как и состав запасных веществ эндосперма (жиры и белки), — признаки, характерные для семейств *Saxifragaceae*, *Crassulaceae* (Krach, 1976), *Penthoraceae* (Немирович-Данченко, 1994а) порядка *Saxifragales*.

При сравнении признаков строения семян *Escallonia* и *Choristylis* обнаружено их значительное различие. Семенная кожура *Escalloniaceae* состоит из 2 слоев — хорошо развитой наружной эпидермы и тонкого пигментного слоя внутренней эпидермы (Krach, 1976). В клетках наружной эпидермы утолщаются (за счет отложений лигнина) внутренние периклинальные стенки, что соответствует Erica-типу F. Netolitzky (Krach, 1976). В сем. *Escalloniaceae* наблюдается маленький недифференцированный зародыш, около 1/6 длины эндосперма, у *Escallonia* — до 1/3 длины; на приведенной автором микрофотографии зародыш прямой (Krach, 1976). У *Choristylis* в семенной кожуре сохраняются остатки интегументальной паренхимы, экзотеста утолщается по Reseda-типу, лигнин в клеточных стенках не обнаружен; зародыш большой, изогнутый, дифференцированный на семядоли и гипокотиль-корневую ось. В эндосперме семян *Escallonia* откладываются жиры и белки, вдоль оси семени по центру эндосперма располагается вытянутая зона из растворенных клеток (Krach, 1976), у *Choristylis* такой зоны нет. Для однопокровных семязачатков *Escallonia* отмечены раннее исчезновение нуцеллуса (тенуинуцеллятный семязачаток), лигнифицированные клетки в гипостазе и особом комплексе в

микропилярной части покровов интегумента, трансформация внутренней эпидермы интегумента в типичный тапетум с танинами, слабо развитый проводящий пучок из 2—3 рядов (Камелина, 1984). О строении семязачатков в родах *Itea* и *Choristylis* известно очень мало (см. выше); в семенах сохраняются остатки нуцеллуса, образуется мощный проводящий пучок; остатки тапетума и отложения лигнина не обнаружены. По эмбриологическим признакам род *Escallonia* имеет высокую степень специализации и продвинутости (Камелина, 1984); 2-слойная семенная кожура *Escalloniaceae* — признак продвинутости их семян, чего нельзя сказать о семенах *Itea*, тем более о семенах *I. chinensis*. Семена *Iteaceae* и *Escalloniaceae* требуют тщательного изучения, особенно в развитии, но и представленные данные свидетельствуют о сходстве основных признаков строения семян *Itea* и *Choristylis*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Камелина О. П. К эмбриологии рода *Escallonia* (*Escalloniaceae*) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 10. С. 1304—1308.

Немирович-Данченко Е. Н. Строение семян *Penthorum chinense* и *P. sedoides* (*Penthoraceae*) // Бот. журн. 1994а. Т. 79. № 6. С. 65—69.

Немирович-Данченко Е. Н. Строение семян видов родов *Francoa* и *Tetilla* (*Francoaceae*) // Бот. журн. 1994б. Т. 79. № 7. С. 21—27.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. Л., 1966. 610 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Hutchinson J. The families of flowering plants. 3 ed. Oxford, 1973. 968 p.

Krach J. E. Samenanatomie der Rosifloren I. Samen der *Saxifragaceae* // Bot. Jahrb. Syst. 1976. Bd 97. H. 1. S. 1—60.

Mauritzon J. Studien über die Embryologie der Familien *Crassulaceae* und *Saxifragaceae*. Lund, 1933. 152 S.

Netolitzky F. Anatomie der Angiospermen-Samen // Handb. Pflanzenanat. Berlin, 1926. Bd 10. S. 1—360.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 1 IV 1994

SUMMARY

Seed structure in *Itea chinensis*, *I. virginica*, *Choristylis rhamnoides* is studied. The main anatomical and morphological features of the seed in these species proved to be similar.

УДК 581.821.2 : 582.949.1

М. Р. Колалите

ДИНАМИКА УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ГОЛОВЧАТЫХ ЖЕЛЕЗИСТЫХ ВОЛОСКОВ *NEPETA CATARIA* И *DRACOCEPHALUM MOLDAVICA* (*LAMIACEAE*) В СВЯЗИ С СИНТЕЗОМ ГЛИКОПРОТЕИНОВ

M. R. KOLALYTE. DYNAMICS OF ULTRASTRUCTURE OF CAPITATE GLANDULAR HAIRS IN *NEPETA CATARIA* AND *DRACOCEPHALUM MOLDAVICA* (*LAMIACEAE*) IN CONNECTION WITH GLYCOPROTEIN BIOSYNTHESIS

В ходе развития головчатых железистых волосков *Nepeta cataria* и *Dracocephalum moldavica* выделены четыре стадии — деления, пролиферации гранулярного эндоплазматического ретикулума

(ГЭР), активной секреции и старения. На первой стадии в секреторных клетках наблюдаются многочисленные диктиосомы, на второй основной органеллой становится хорошо развитый ГЭР (эргастоплазма), на третьей стадии (активной секреции) происходят вторичное увеличение активности диктиосом и образование протуберанцев клеточной оболочки в апикальной части секреторных клеток. Секрет накапливается в периплазматическом пространстве и субкутикулярной полости.

Синтез и секреция гликопротеинов — редкое и малоизученное явление у высших растений.

В своем обзоре А. Е. Васильев (1977) отметил, что головчатые волоски губоцветных, вероятно, секретируют не эфирные масла, а скорее всего вещества белковой природы.

Литературных данных, касающихся ультраструктуры клеток, секретирующих гликопротеины, мало. В частности, имеются сведения о плацентарных папиллах *Aptenia cordifolia* Schwantes (Kristen, 1976), субмаргинальном районе лигулы *Isoëtes lacustris* L. (Kristen et al., 1982), секреторных трихомах *Psychotria bacteriophila* Valet (Dexheimer, 1981), слизевых папиллах *Marchantia* (Galatis, Apostolakos, 1977), головчатых волосках *Perilla ocymoides* L. (Данилова, Кашина, 1987) и *Veronica beccabunga* L. (Kristen, Lockhausen, 1985), секреторных трихомах *Pharbitis nil* Gardn. (Unzelman, Healey, 1974), которые свидетельствуют о том, что ультраструктура секреторных клеток этих образований в целом сходна.

Одной из менее изученных остается динамика ультраструктуры клеток, секретирующих гликопротеины. Она изучена у очень небольшого числа видов, а развитию железистых волосков, выделяющих белково-полисахаридную слизь, посвящены лишь единичные работы. Между тем сравнительный анализ тонкой структуры железистых волосков на разных стадиях развития важен для более глубокого понимания механизмов их функционирования. Задачей данного исследования было выявление изменений ультраструктуры головчатых волосков *Nepeta cataria* L. и *Dracocephalum moldavica* L. (*Lamiaceae*) в ходе их развития. Эта работа является продолжением исследования железистых трихом листьев у *Nepeta cataria* и *Dracocephalum moldavica* (Колалите, 1994).

Материал и методика

Для изучения брали листья 1—5 мм дл., фиксацию проводили 2.5%-м раствором глутарового альдегида на 0.1 *M* фосфатном буфере в смеси с 10%-м раствором формальдегида на дистиллированной воде в течение 4 ч при комнатной температуре с постфиксацией 2%-м раствором OsO_4. После обезвоживания материал заливали смесью эпона с аралдитом. Наблюдения и съемку вели на электронном микроскопе JEM-7A.

Для изучения поверхности листовой пластинки фиксацию проводили 2.5%-м раствором глутарового альдегида с последующим обезвоживанием, высушивали и напыляли золотом. Наблюдения и съемку вели на сканирующем электронном микроскопе JSM-35.

Для изучения материала на полутонких срезах и гистохимического окрашивания использовали фиксацию смесью этилового спирта, ледяной уксусной кислоты и формальдегида (FAA). Окраску проводили последовательно процшоновым красным и процноновым синим красителями, для выявления полисахаридов проводили тройную окраску (Дженсен, 1965).

Для выявления протеинов на живом материале нижнюю эпидерму препарировали при помощи пинцета и помещали в раствор Coomassee Brilliant Blue на 7%-й уксусной кислоте на 3 мин с последующей промывкой в уксусной кислоте той же концентрации (Said, 1990).

Результаты исследования

У *Nepeta cataria* и *Dracocephalum moldavica* головчатые железистые волоски появляются уже у зачатков листьев размером менее 0.5 мм в дл. К моменту выхода листа из почки морфогенез большинства железистых волосков заканчивается.

Головчатые волоски располагаются более или менее равномерно на обеих сторонах листа. Они приподняты над поверхностью листа и состоят из базальной клетки, ножки и головки (табл. I, *1*). Кутикула, покрывающая волосок, не имеет разрывов.

При рассмотрении под бинокулярной лупой обнаружено, что головчатые волоски имеют белесый оттенок. Выделения секрета на поверхность живых листьев через кутикулу мы не наблюдали, за исключением случаев, когда лист нагревался от подсвечивающей лампы. Тогда на поверхности волоска выделялось бесцветное вещество в виде червеобразных сгустков.

На полутонких срезах при окрашивании procionовыми красителями была получена положительная реакция на белок у трихом у обоих изученных видов. При этом наиболее интенсивно прокрашивалась верхняя часть головки. В базальной части головки трихом наблюдалась интенсивная реакция на полисахариды. При прижизненной окраске трихом на поверхности листа с помощью Coomassee Brilliant Blue в апикальной части головчатые волоски приобретали интенсивно голубой цвет, что свидетельствует о присутствии там веществ белкового происхождения.

Головчатые волоски на листьях *Nepeta cataria* и *Dracocephalum moldavica* образуются из одной протодермальной клетки благодаря двум последовательным периклинальным делениям, а затем антиклинальным делениям в головке, в результате чего формируются 2—4-клеточная головка, базальная клетка и клетка-ножка (рис. 1). Динамика ультраструктуры и основные характеристики внутреннего строения всех клеток головчатого волоска схожи у обоих видов. Мы выделяем следующие стадии жизнедеятельности головчатых волосков: деления, пролиферации гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР), активной секреции и старения.

Стадия деления. До второго периклинального деления клетки головчатых волосков имеют ультраструктуру меристематического характера. Уже на стадии деления материнской клетки головки (рис. 1, *3*) будущие секреторные клетки приобретают характерную ультраструктуру. Основной цитологической особенностью головки и ножки становится высокоактивный аппарат Гольджи. Диктиосомы имеют хорошо выраженную морфологическую полярность и окружены множеством окаймленных и неокаймленных пузырьков (табл. I, *2*). Окаймленные пузырьки в большом количестве лежат также у плазмалеммы, иногда сливаясь с ней.

Неокаймленные пузырьки, сливаясь друг с другом, образуют вакуоли разных размеров. По их периферии расположено рыхлое вещество фибриллярной структуры.

На секреторном полюсе диктиосом выявляется хорошо развитая транс-Гольджи сеть, иногда достигающая размера всей диктиосомы или даже превышающая его. Диктиосомы нередко ассоциированы друг с другом по 2—3.

Одиночные цистерны ГЭР, как правило, разбросаны по всему объему клеток, а вдоль плазмалеммы они образуют пачки по 3—5 параллельных друг другу цистерн.

Митохондрии имеют светлый матрикс, редкие кристы и крупные участки с фибриллами ДНК. Пластиды — немногочисленные лейкопласты овальной формы, со светлой стромой, некрупными ламеллами и редкими пластоглобулами.

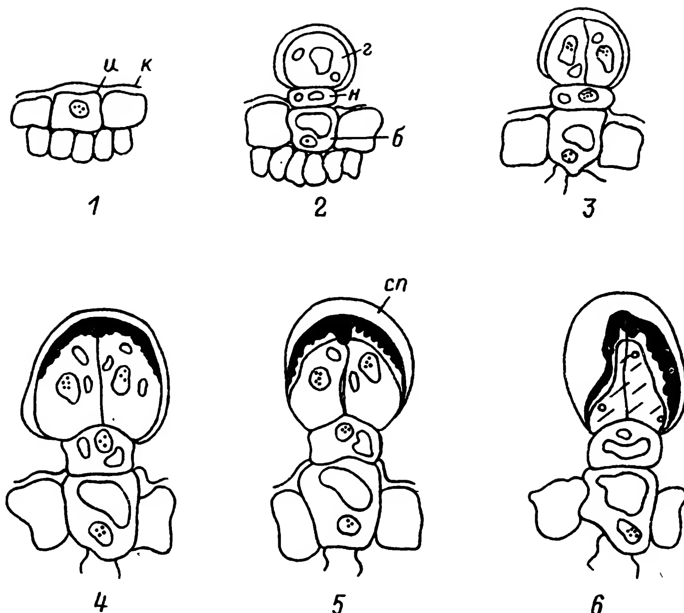


Рис. 1. Формирование головчатого железистого волоска.

1 — инициальная клетка; *2* — первые периклинальные деления; *3* — антиклинальные деления; *4* — начало образования протуберанцев клеточной оболочки; *5* — стадия активной секреции; *6* — стадия старения. *б* — базальная клетка, *г* — головка, *и* — инициальная клетка, *к* — кутикула, *н* — ножка, *сп* — субкутикулярная полость.

На границе между головкой и ножкой насчитывается до 20 плазмодесм на срез. Латеральная стенка клетки-ножки состоит из внутренней, слегка зернистой зоны и наружной, кутинизированной, пронизанной сетью электронно-плотных фибрилл.

Кутикула, покрывающая волосок, не отличается по толщине от той, которая покрывает основные протодермальные клетки.

Базальная клетка сильно вакуолизирована; немногочисленные митохондрии и лейкопласты, а также одиночные цистерны ГЭР располагаются в тонком пристенном слое цитоплазмы.

Стадия пролиферации ГЭР. Клетки головки у обоих изученных видов средне вакуолизированы. Центральную часть клеток занимает крупное ядро с небольшими глыбками конденсированного хроматина. Вблизи ядрышка в ядрах клеток головки у *D. moldavica* наблюдаются кристаллы (табл. I, *3*) вытянутой формы. Они состоят из отдельных ламелл, расположенных почти параллельно друг другу. Срединные ламеллы обычно более длинные, чем краевые. Один кристалл может иметь до 30 параллельно лежащих ламелл в самой широкой части.

При очень больших увеличениях на поперечном срезе можно видеть, что каждая ламелла состоит из субъединиц, плотно прилегающих одна к другой, но не сливающихся. В параллельно лежащих ламеллах субъединицы, как правило, расположены точно напротив друг друга. Расстояние между ламеллами примерно 5—10 нм (табл. I, *4*).

Активность диктиосом уменьшается по сравнению с таковой на предыдущей стадии. Они состоят из 7—8 цистерн с отчетливо выраженной полярностью.

Основной органеллой в головке становится ГЭР. Его цистерны лежат, как правило, параллельно друг другу по 3—5 и до 10 у *Dracocephalum moldavica*, по 2—4 и до 5 у *Nepeta cataria* (табл. I, *5*). Местами образуются участки эргастоплазмы, количество цистерн в которых доходит до 7—15.

Рядом с цис-полюсом диктиосом иногда наблюдаются слегка расширенные цистерны, заполненные фибриллярным умеренно осмиофильным веществом. На их мембранах изредка встречаются отдельные рибосомы (табл. II, *1*, стрелки). Между этими цистернами и диктиосомами располагаются пузырьки, уступающие по размерам пузырькам Гольджи, но превышающие окаймленные; эти пузырьки содержат вещество, но плотности аналогичное содержимому цистерн. Возможно, они являются промежуточными пузырьками, осуществляющими транспорт между ГЭР и диктиосомами.

Пластиды у обоих исследованных видов представлены 2—3 бескрахмальными, не связанными с элементами эндоплазматического ретикулума лейкопластами на срез клетки. В них выявляются 1 крупный или 2—3 более мелких кристалла округлой формы, окруженных мембраной (табл. II, *2*).

Митохондрии многочисленные, эллипсоидальные или удлиненные, с плотным матриксом.

Плазмалемма клеток головки у обоих исследованных видов извилистая, рядом с ней обнаруживается большое количество пузырьков Гольджи (табл. II, *3*), реже наблюдались окаймленные пузырьки. Местами видны картины экзоцитоза содержимого пузырьков Гольджи за плазмалемму. Последняя неплотно прилегает к клеточной оболочке. В образующемся экстраплазматическом пространстве расположены вещество фибриллярного характера, а также скопления мембран в виде плоских мешочков.

Клетка-ножка у обоих изученных видов на этой стадии имеет крупное ядро и среднюю степень вакуолизации. Количество цистерн ГЭР возрастает по сравнению с таковым на предыдущей стадии; диктиосомы немногочисленные, они продуцируют небольшое количество пузырьков. Латеральные стенки кутинизируются на всю толщину.

Почти весь объем базальной клетки занят крупной вакуолью, в периферическом слое цитоплазмы располагаются мелкие митохондрии, бескрахмальные лейкопласты и цистерны ГЭР.

Стадия активной секреции. У обоих изученных видов эта стадия характеризуется образованием субкутикулярной полости и развитием протуберанцев клеточной оболочки (табл. II, *4*), которые у *Dracocephalum moldavica* выражены более ярко, чем у *Nepeta cataria.* Протуберанцы расположены в основном в верхней трети головки; между клетками головки они не наблюдаются.

При образовании субкутикулярной полости у обоих исследованных видов сначала отделяются участки кутикулы над апикальной частью головки. При этом электронно-плотный пектиновый слой остается на клеточной стенке. На внутренней стороне кутикулы имеются выемки, а в пектиновом слое — комплементарные им выросты (табл. II, *4*).

В секреторных клетках у обоих видов увеличивается количество вакуолей, а ГЭР не образует эргастоплазмы.

Ультраструктура ножки и базальной клетки не претерпевает каких-либо существенных изменений.

Стадия старения. Содержимое клеток головки становится плотным, а содержимое клеток оттесняется секретом от оболочки. Периплазматическое пространство и субкутикулярная полость занимают значительный объем. В них находится вещество фибриллярного характера. Ножка вакуолизируется, в ней наблюдается процесс локального автолиза. Базальная клетка мало отличается от соседних эпидермальных клеток, она лишь несколько больше в объеме (табл. II, *5*).

Обсуждение

Выделенные нами на основе анализа ультраструктуры стадии, очевидно, отражают функциональные изменения внутри волоска. На первой стадии преимущественное развитие имеет аппарат Гольджи, на второй происходит пролиферация ГЭР, а на третьей — вторичная незначительная активация деятельности диктиосом и образование значительных по объему субкутикулярной полости и периплазматического пространства.

Начало специализации связано с преобладанием в ультраструктуре секреторных клеток диктиосом. Гипертрофированный аппарат Гольджи является характерной чертой клеток, образующих полисахаридную слизь (Dexheimer, 1972; Kristen et al., 1982).

Одновременно в головке и ножке происходит увеличение толщины наружной клеточной стенки, в клетках усиливается вакуолизация. Оба эти процесса могут быть связаны с деятельностью диктиосом. По-видимому, на данной стадии происходит активный синтез полисахаридов, в основном, вероятно, связанный с образованием клеточной оболочки. Часть секрета накапливается в вакуолях. Наши наблюдения согласуются, в частности, с данными U. Kristen и G. Liebezeit (1980) о преимущественном синтезе полисахаридов на ранних стадиях развития подобных секреторных клеток *Aptenia cordifolia.* Преобладание полисахаридов было отмечено B. Galatis и N. Apostolakos (1977) в экссудате секреторных клеток *Marchantia* на ранних стадиях развития.

Секреция слизи в вакуоли может происходить либо с помощью пузырьков Гольджи (Kristen, 1982), либо через окаймленные пузырьки (Kristen et al., 1982). С помощью пузырьков Гольджи осуществляется и транспорт веществ в клеточную оболочку (см.: Васильев, 1977).

Таким образом, работа аппарата Гольджи на первой стадии развития головчатых волосков у изученных нами видов, по-видимому, связана как с поставкой материала в клеточную стенку, так и с образованием вакуолей путем слияния пузырьков. О таких двух направлениях деятельности аппарата Гольджи сообщали, в частности, R. Robins и B. Juniper (1980).

После короткой фазы преобладания в ультраструктуре клеток головки диктиосом, соответствующей стадии деления, наступает стадия пролиферации ГЭР. Преимущественное развитие цистерн ГЭР, наблюдаемое в секреторных клетках головчатых волосков *Nepeta cataria* и *Dracocephalum moldavica*, типично для белоксинтезирующих растительных клеток (Unzelman, Healey, 1974; Васильев, 1977; Dexheimer, 1981; Stephenson, Hawes, 1986; Kristen et al., 1988).

В связи с изменением соотношения диктиосом и ГЭР в секреторных клетках, по нашему мнению, возможны изменения и в качественном составе секрета, который на данной стадии, видимо, состоит преимущественно из белков и гликопротеинов.

В начале секреторной деятельности волосков, когда происходит формирование протуберанцев клеточной оболочки, синтез белков в цистернах ГЭР, по-видимому, преобладает над секрецией, и белки частично откладываются в вакуолях. Это согласуется с данными, полученными для животных. У них описано два типа секреторных механизмов — экскреция белков по мере их синтеза и их хранение в секреторных везикулах с последующим выведением путем экзоцитоза (Kelly, 1985).

Как известно из литературных данных, транспорт материала из ГЭР в аппарат Гольджи может идти либо через промежуточные пузырьки (transitional vesicles; Ovtracht, 1972; Kristen, Lockhausen, 1985), либо путем прямого перехода цистерн ГЭР в диктиосомы (Dexheimer, 1981; Данилова, Кашина, 1987). Мы наблюдали в секреторных клетках структуры, напоминающие промежуточные цистерны ретикулума и промежуточные пузырьки, и поэтому предпола-

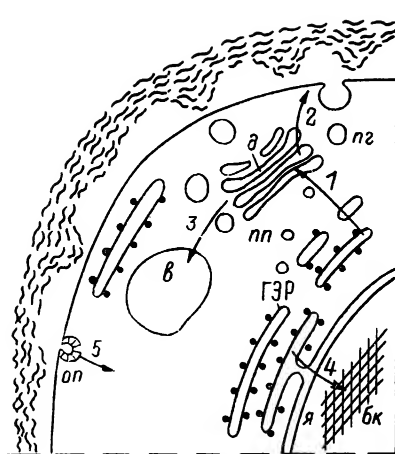


Рис. 2. Пути внутриклеточного транспорта в секреторных клетках головчатых волосков *Nepeta cataria* и *Dracocephalum moldavica*.

бк — белковый кристалл, *в* — вакуоль, ГЭР — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *д* — диктиосома, *оп* — окаймленный пузырек, *пг* — пузырек Гольджи, *пп* — промежуточный пузырек, *я* — ядро. Пояснения к стрелкам *1—5* в тексте.

гаем, что в секреторных клетках изученных нами видов имеет место первый из перечисленных путей транспорта.

Синтезированные в ГЭР белки могут связываться в цистернах диктиосом с полисахаридами (Dexheimer, 1981; Kristen, Lockhausen, 1985).

Из диктиосом в вакуоли транспорт гликопротеинов может идти через пузырьки, способные сливаться друг с другом (Kristen, Liebezeit, 1980). Вакуоли могут также образовываться путем локальных расширений цистерн ГЭР при аккумуляции белка внутри них (Kristen, Biedermann, 1981; Kristen et al., 1982; Муравник, 1988).

Окаймленные пузырьки на данной стадии наблюдались в основном у плазмалеммы. При этом обнаруживалось слияние плазматической мембраны и окаймленных пузырьков. Известно, что последние очень быстро теряют окаймление, которое появляется фактически только в момент отделения пузырька (Албертс и др., 1986). Это свидетельствует о том, что плазматическая мембрана является не конечным, а начальным пунктом миграции окаймленных пузырьков, а сами они могут рассматриваться как компенсаторные.

Пути внутриклеточного транспорта секрета в клетках головки *Nepeta cataria* и *Dracocephalum moldavica* на стадии пролиферации ГЭР показаны на рис. 2. Из цистерн ГЭР протеины поступают в диктиосомы (*1*), вероятно, посредством промежуточных пузырьков. Из диктиосом секрет поступает в периплазматическое пространство (*2*) и в вакуоли (*3*). Можно предположить, что часть синтезированных на рибосомах ГЭР белков попадает в ядро (*4*) и там откладывается в виде кристалла. От плазматической мембраны отделяются окаймленные пузырьки (*5*), рассматриваемые нами как компенсаторные, обеспечивающие возврат мембранного материала в клетку.

Таким образом, диктиосомы и ГЭР в секреторных клетках головчатых волосков образуют целостную систему, обеспечивающую внутриклеточный транспорт и выведение гликопротеинов.

Заключение

Головчатые железистые волоски у обоих исследованных видов имеют сходные черты ультраструктуры. На первой стадии специализации они характеризуются высокой активностью аппарата Гольджи и синтезируют полисахариды. Затем наступает стадия пролиферации гранулярного эндоплазматического ретикулума и синтеза гликопротеинов. Повторное небольшое увеличение активности аппарата Гольджи наблюдается на стадии активной секреции.

Синтезированные на мембранно-связанных рибосомах ГЭР протеины, возможно, через промежуточные цистерны ГЭР и промежуточные пузырьки следуют в диктиосомы, где могут происходить их модификация, а затем везикулярный транспорт гликопротеинов в периплазматическое пространство или в

вакуоли. Накопление секрета вне клетки происходит в субкутикулярной полости.

В заключение выражаю глубокую благодарность своему научному руководителю профессору А. Е. Васильеву за постоянное внимание к моей работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Албертс Б., Брей Д., Льюис Д. и др. Молекулярная биология клетки. Т. 2. М., 1986. 313 с.

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 208 с.

Данилова М. Ф., Кашина Т. К. Ультраструктура железистых волосков *Perilla ocymoides* (*Lamiaceae*) в связи с их возможным участием в фотопериодической индукции цветения // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 5. С. 561—568.

Дженсен У. Ботаническая гистохимия. М., 1965. 377 с.

Колалите М. Р. Динамика ультраструктуры пельтатных железок *Nepeta cataria* и *Dracocephalum moldavica* (*Lamiaceae*) в связи с синтезом ими терпенов // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 8. С. 17—26.

Муравник Л. Е. Ультраструктура слизевых железок *Pinguicula vulgaris* (*Lentibulariaceae*) в ходе их развития функционирования // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 11. С. 1523—1535.

Dexheimer J. Quelques aspects ultrastructuraux de la sécrétion de mucilage par les glandes digestives de *Drosera rotundifolia* L. // C. R. Acad. Sci. Paris, 1972. T. 275d. N 8. P. 1983—1986.

Dexheimer J. Some aspects of the functioning of the dictyosomes of the secretory trichomes of *Psychotria bacteriophylla* (*Rubiaceae*) // Z. Pflanzenphysiol. 1981. Bd 101. S. 333—346.

Galatis A., Apostolakos N. On the fine structure of differentiating mucilage papillae of *Marchantia* // Can. J. Bot. 1977. Vol. 55. P. 772—795.

Kelly R. B. Pathways of protein secretion in eukaryotes // Science. 1985. Vol. 230. N 4721. P. 25—32.

Kristen U. Die Morphologie der Schleimsekretion im Fruchtknoten von *Aptenia cordifolia* // Protoplasma. 1976. Vol. 89. P. 221—233.

Kristen U. The validity of the endomembrane concept in the light of polysaccharide and protein secretion in higher plants // Actual. Bot. 1982. N 1. P. 15—21.

Kristen U., Bildermann M. Ultrastructure, origin and composition of protein bodies in the ligule of *Isoëtes lacustris* L. // Ann. Bot. 1981. Vol. 48. N 5. P. 655—663.

Kristen U., Liebezeit G. Changes in exudate composition during the development of the ovary glands in *Aptenia cordifolia*. 2. The saccharides, aminosaccharides and uronic acids of the polysaccharide fraction // Z. Pflanzenphysiol. 1980. Bd 99. S. 241—250.

Kristen U., Liebezeit G., Bildermann M. The ligule of *Isoëtes lacustris*: ultrastructure, mucilage composition and a possible pathway of secretion // Ann. Bot. 1982. Vol. 49. N 5. P. 569—684.

Kristen U., Lockhausen J. The leaf glands of *Veronica beocabunga* L.: ultrastructure and possible pathway of secretion // Isr. J. Bot. 1985. Vol. 34. P. 147—156.

Kristen U., Lockhausen J., Kandasamy M. K. Structural aspects of protein secretion in higher plant cells // Phyton (Austria). 1988. Vol. 28. Fasc. 2. P. 183—191.

Ovtracht L. Morphologie de la region golgienne des cellules de la glande multifide de l'escargot au cours de cycle sécrétoire annuel // Journ. Microscopie. 1972. Vol. 15. N 3. P. 353—376.

Robins R. J., Juniper B. E. The secretory cycle of *Dionaea muscipula* Ellis. 1. The fine structure and the effect of stimulation on the fine structure of the digestive gland cells // New Phytol. 1980. Vol. 86. N 3. P. 279—296.

Said C. Some characteristics of pollen wall cytochemistry and ultrastructure in Japanese larch (*Larix leptolepis* Gord.) // Sex Plant Repr. 1990. N 2. P. 77—84.

Stephenson J. S. M., Hawes C. R. Stereology and stereometry of endoplasmic reticulum during differentiation in the maize root cap // Protoplasma. 1986. Vol. 131. N 1. P. 32—36.

Unzelman J. M., Healey P. Development, structure and occurrence of secretory trichomes of *Pharbitis* // Protoplasma. 1974. N 80. P. 285—303.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 10 II 1994

SUMMARY

The development of glandular hairs of *Nepeta cataria* and *Dracocephalum moldavica* includes the stage of cell divisions, the stage of abundant rough endoplasmic reticulum (RER), the stage of active secretion and the senescence stage. At the first stage the secretory cells show the presence of numerous dictyosomes. At the second stage the head cells are characterized by the presence of well developed RER (ergastoplasm), followed by the second increase of dictyosome activity. The accumulation of glycoproteins takes place in the periplasmic space and subcuticular cavity. Possible pathways of secretion are discussed.

УДК 581.14 : 581.524.3

Т. А. Комарова

ВОЗРАСТНОЕ РАЗВИТИЕ КУСТАРНИКОВЫХ ЛИАН *SCHISANDRA CHINENSIS* (*SCHISANDRACEAE*) И *ACTINIDIA KOLOMIKTA* (*ACTINIDIACEAE*)

T. A. KOMAROVA. THE AGE-RELATED DEVELOPMENT OF THE BUSHY LIANS *SCHISANDRA CHINENSIS* (*SCHISANDRACEAE*) AND *ACTINIDIA KOLOMIKTA* (*ACTINIDIACEAE*)

Рассмотрены особенности малого и большого жизненных циклов, темпы развития и последовательность прохождения отдельных стадий онтогенеза кустарниковых лиан *Schisandra chinensis* и *Actinidia kolomikta*. Проведен анализ возрастных спектров их ценопопуляций на разных этапах послепожарных сукцессий и выделены базовые спектры.

Характерные представители маньчжурской флоры — лимонник китайский *Schisandra chinensis* (Turcz.) Bail. и актинидия коломикта *Actinidia kolomikta* (Maxim.) Maxim. — относятся к редкой за пределами тропических широт жизненной форме кустарниковых лиан.

Ареал этих видов приходится на южную часть российского Дальнего Востока (Приморье, Приамурье, Сахалин и Курилы), а за пределами России охватывает Японию, Корею и Северо-Восточный Китай. В России основные местообитания лимонника находятся на высотах 200—600, а актинидии — 400—800 м над ур. м. В Южном Сихотэ-Алине лимонник поднимается по долинам горных речек на высоту до 800, а актинидия — более 1000 м над ур. м. В мезофитных широколиственно-кедровых и темнохвойно-кедровых лесах и производных сообществах на их месте обе кустарниковые лианы нередко произрастают совместно без явного преобладания одной из них. В инсолируемых, хорошо дренированных более сухих местообитаниях преобладает лимонник, а в более увлажненных, затененных и менее дренированных — актинидия. В сомкнутых лесных насаждениях растения обоих видов распространены спорадически небольшими группами или одиночно. Наилучшего развития они достигают на гарях и вырубках, где часто образуют труднопроходимые заросли.

Актинидия из-за приятных на вкус и богатых витамином С плодов, а лимонник из-за тонизирующих свойств плодов и семян отнесены к пищевым и лекарственным растениям. Значительное число публикаций посвящено результатам изучения биохимического состава и лекарственных веществ в различных частях растений лимонника и актинидии (Юрашевский, 1935;

Российский, 1945; Титлянов, 1959, и др); биологии, особенностям размножения и интродукции этих видов (Воробьев, 1939; Яблоков, 1949, и др.); характеру плодоношения и урожайности (Гутников, 1951; Измоденов, 1972, и др.), а также особенностям морфогенеза и динамики массы надземных и подземных частей у особей данных видов в ходе их жизненного цикла (Комарова, 1983, 1984, 1992а, б).

Настоящая статья посвящена анализу возрастного развития особей и возрастной структуры ценопопуляций *Schisandra chinensis* и *Actinidia kolomikta* на разных этапах лесовосстановительного процесса после пожаров.

Методика исследований

Исследования проводили в вегетационные сезоны 1975—1993 гг. на территории Верхнеуссурийского стационара, расположенного на западном макросклоне северной части Южного Сихотэ-Алиня в высотных пределах от 440 до 1108 м над ур. м.

При изучении возрастного состояния особей и возрастной структуры ценопопуляций применяли онтогенетически-популяционный подход, разработанный Т. А. Работновым (1950) и А. А. Урановым (1975). Следуя классификации Работнова (1950) и дальнейшей детализации ее другими авторами (Уранов, 1975; Смирнова и др., 1976, и др.), в прегенеративном периоде учитывали 4 возрастных состояния — проростки (*p*), ювенильные (*j*), имматурные (*im*) и виргинильные (*v*); в генеративном периоде — молодые (g_1), средневозрастные (g_2) и старые генеративные (g_3); в постгенеративном периоде — субсенильные (*ss*) и сенильные (*s*). Кроме того, согласно работам ряда авторов (Работнов, 1978; Истомина, 1982, и др.), выделяли квазисенильное состояние (*qs*), характерное преимущественно для молодых растений, крайне угнетенных из-за неблагоприятных фитоценотических условий. В дальнейшем при улучшении условий квазисенильные растения способны восстанавливать активную жизнедеятельность и плодоносить.

В процессе стационарных исследований в экспериментальных зонах постоянных пробных площадей ежегодно извлекали по 15—20 особей исследуемых видов и проводили детальный анализ строения их надземных и подземных органов, а также отрабатывали критерии для установления возрастного состояния особей. Кроме того, определяли возрастное состояние особей на 4 трансектах (50 × 5 м), расположенных по периметру пробных площадей. Материалы были собраны более чем на 80 пробных площадях, заложенных на разных этапах лесовосстановительного процесса после пожаров и рубок в широколиственно-кедровых, темнохвойно-кедровых и кедрово-темнохвойных лесах.

Особенности биологии и возрастного развития

В естественных условиях произрастания у обоих исследуемых видов преобладает вегетативное размножение: у лимонника главным образом с помощью корневищной поросли, а у актинидии путем укоренения соприкасающихся с почвой надземных скелетных осей. Семенное возобновление у них осуществляется успешно только на достаточно влажной и плодородной почве, лишенной подстилки. Благоприятные условия для прорастания семян и развития всходов создаются на гарях и вырубках с сильно нарушенной подстилкой. В распространении семян обоих видов на освободившиеся участки важную роль играют птицы — свиристель японский, голубая сорока, дрозд рыжий и др. В семенном воспроизведении *Actinidia kolomikta* особую роль играют жизнеспособ-

ные семена, которые длительное время сохраняют всхожесть в почве и прорастают в случае нарушения растительности и подстилки (Комарова, 1986, 1992а).

Проростки актинидии начинают появляться с середины июня, а проростки лимонника — с середины июля, период их образования растягивается до конца августа. Проростки, появившиеся в более поздние сроки, чаще всего погибают с наступлением заморозков, так как наружная поверхность их подсемядольной части не успевает одревеснеть.

Начальные и последующие этапы онтогенеза лимонника и актинидии рассматривались ранее (Комарова, 1983, 1984, 1986), поэтому остановимся на основных моментах малого и большого жизненных циклов их особей, а также на различных вариантах их возрастного развития.

В процессе развития у кустарниковых лиан, так же как и у всех кустарников, выделяются малый жизненный цикл, представляющий собой жизнедеятельность отдельных скелетных осей, и большой жизненный цикл, включающий в себя развитие особи с момента прорастания семени до отмирания всех скелетных осей в системе клона. Малый жизненный цикл скелетных осей включает в себя их поступательный рост, ветвление, вступление в генеративную фазу, старение и отмирание. Среди ежегодно возникающих на скелетных осях годичных побегов выделяются укороченные побеги, или побеги ветвления (ПВ), а также крупные побеги с удлиненными междоузлиями, или побеги формирования (ПФ) (Хохряков, Мазуренко, 1968). ПВ в зимний период у обеих кустарниковых лиан обычно отмирают. ПФ отмирают только в верхней части, сохранившиеся участки переходят в состав многолетней основы скелетных осей. Таким образом, скелетные оси представлены отрезками ПФ все возрастающих порядков.

Структура скелетных осей у изучаемых видов зависит от условий произрастания. На открытых освещенных участках образуются оси с большим числом ПВ и длинных плетевидных ПФ. Почти на всем протяжении побеги хорошо олиствены. При наличии опоры (кустарников или небольших деревьев) лианоидные оси (лианы) сплошь их обвивают. В результате этого образуются густые заросли. Под пологом сомкнутого леса лианы поднимаются по стволам деревьев до 12—15 м. Наиболее крупные побеги на лианах обычно образуются в верхней части ПФ предыдущих порядков, что способствует быстрому нарастанию осей вверх. Листья на таких лианах обычно сосредоточены только в верхних частях осей, достигающих освещенного полога.

По характеру возобновления скелетные оси исследуемых кустарниковых лиан относятся к 3 типам: 1) материнская, или первичная, ось; 2) боковые оси, образующиеся по типу кущения из спящих почек в базальной части материнской или боковых осей предыдущих порядков; 3) придаточные оси, формирующиеся из почек возобновления на подземных побегах. У *Schisandra chinensis*, кроме материнской оси, образуются многочисленные придаточные скелетные оси из почек возобновления в разных частях обширной системы корневищ, распространяющихся на большую площадь. Значительно реже формируются боковые оси в основании осей предыдущих порядков. У *Actinidia kolomikta* нет корневищ и корневых отпрысков; этот вид не способен к подземному ветвлению. Помимо материнской оси у него образуются боковые скелетные оси, характерными чертами которых являются полегание и укоренение соприкасающихся с почвой частей.

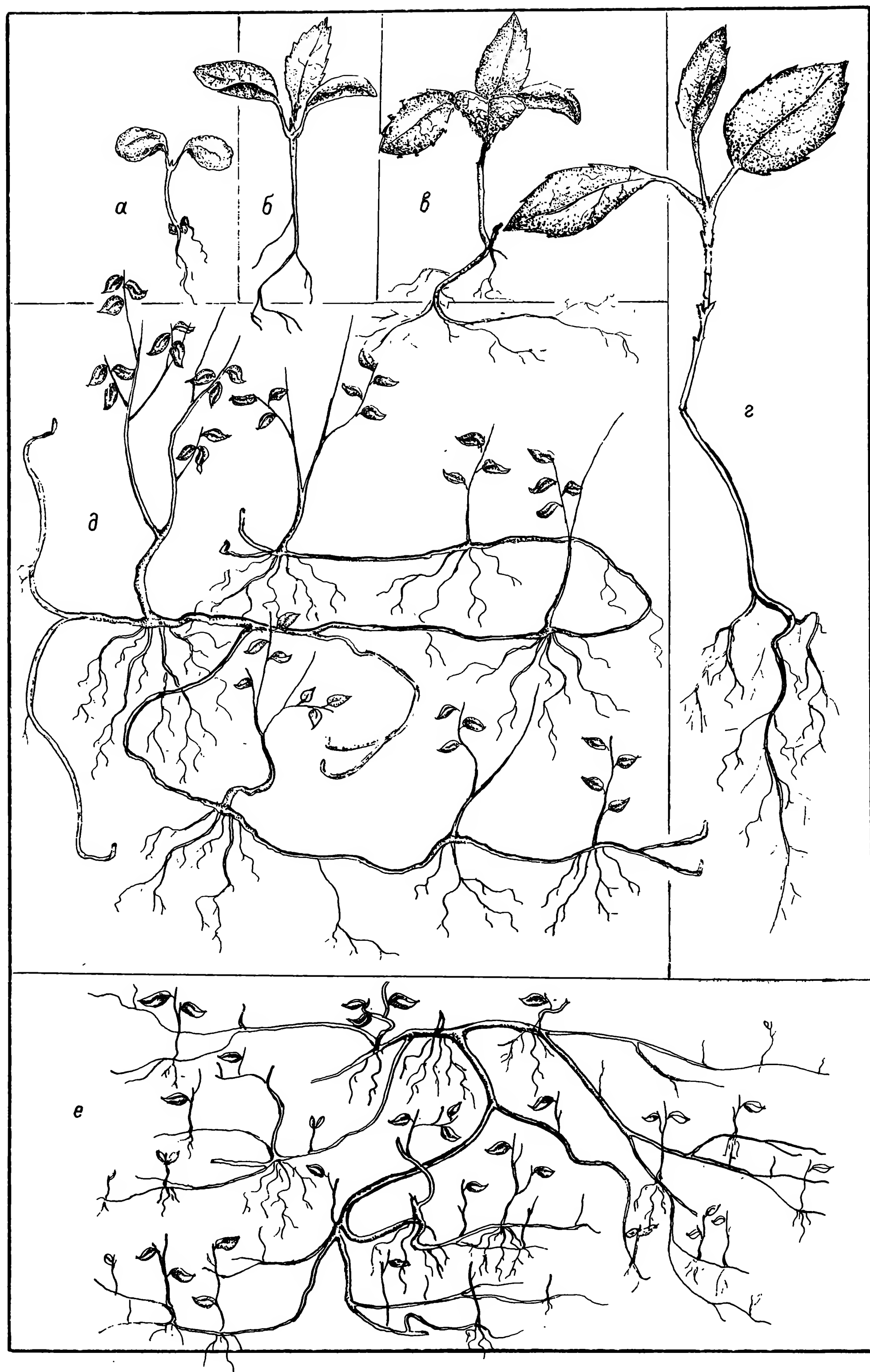
Долговечность скелетных осей зависит от их типа, возраста особей и условий произрастания. Малый жизненный цикл материнской оси у лимонника китайского составляет в среднем 7—8, а у актинидии — 11—14 лет. Длительность жизни придаточных осей лимонника в коренных лесах может достигать 18—20 лет, а их длина — 12 м. Длительность жизни боковых осей актинидии под пологом леса может достигать 25—27 лет, а их длина — 15 м. На гарях,

обогащенных веществами, образовавшимися при сгорании растений и подстилки, наблюдаются ускоренные темпы развития и более быстрое завершение жизненного цикла. Возраст придаточных осей лимонника, произрастающего на гарях широколиственно-кедровых лесов, редко превышает 8—10 лет, при этом их максимальная длина составляет 4—6 м. Возраст боковых осей актинидии, произрастающей на гарях темнохвойно-кедровых лесов, обычно достигает 14—16 лет, а их длина — 7—8 м. Растения этих же кустарниковых лиан, развивающиеся на вырубках, характеризуются промежуточными показателями как возраста, так и размеров скелетных осей по сравнению с особями, произрастающими на гарях и в коренных лесах.

В течение большого жизненного цикла у исследуемых кустарниковых лиан изменяется биоморфа и наблюдается смена фаз морфогенеза. У *Schisandra chinensis* отмечены 3 основные фазы морфогенеза: 1) материнской вегетативной оси (фаза начинается с формирования первичного побега и заканчивается образованием придаточных скелетных осей); 2) рыхлой куртины (фаза включает в себя формирование и развитие придаточных скелетных осей, связанных в подземной сфере корневищными побегами); 3) клона (фаза начинается с отмирания отдельных участков корневищ и образования вторичных куртин и отдельных скелетных осей, существующих самостоятельно). Типичная кустовая биоморфа для растений лимонника не характерна. Скелетные оси образуются спонтанно из почек возобновления на корневищах в разных местах обширного криптокорма. У *Actinidia kolomikta* также выделены 3 основные фазы морфогенеза, но у них отсутствует типичная биоморфа куртины. После фазы материнской вегетативной оси наступает фаза куста, включающая в себя формирование и развитие боковых скелетных осей. Развитие боковых осей происходит по типу кущения за счет спящих почек в базальной части материнской и боковых осей предыдущего порядка. В случае отсутствия опоры боковые оси пригибаются к земле и полегают. Со временем на стелющихся и погребенных частях скелетных осей в узлах у основания почек образуются адвентивные придаточные корни. Таким образом, погруженные и укоренившиеся части надземных осей становятся эпигеогенными корневищами. Отмирание отдельных участков в подземной сфере основного куста связано с началом фазы клона, когда рыхлые вторичные кусты и отдельные скелетные оси начинают самостоятельное существование.

Отдельные фазы морфогенеза могут включать в себя одно или несколько возрастных состояний. В фазе развития одиночной материнской оси у обоих исследуемых видов происходит смена возрастных состояний от проростков (рис. 1, 2, *а*, *б*) до ювенильного (рис. 1, 2, *в*), а у отдельных особей с замедленным развитием — до имматурного состояния (рис. 1, *г*). В ювенильном состоянии растения обоих видов чаще всего находятся на 2-й год жизни. Они представлены олиственными побегами второго порядка, образующимися из боковых почек, заложенных в основании семядолей. В корневой системе наряду с главным корнем начинают развиваться придаточные корни. На 3—5-м году жизни у семенных растений в имматурном возрастном состоянии начинается формирование боковых или придаточных скелетных осей. Развитие куртины у растений лимонника включает в себя несколько возрастных состояний, начиная с *im* или *v* (рис. 1, *г*, *д*) до *ss* (рис. 1, *е*). В субсенильном состоянии особи часто имеют мощную систему подземных побегов, выносящих в надземную сферу многочисленные придаточные оси высотой, не превышающей 20—30 см. У растений актинидии начало формирования куста чаще всего связано с состоянием *im*, и по мере разрастания куста сменяются все последующие возрастные состояния — *v*, g_1 (рис. 2, *г*), g_2, g_3 и реже *ss*, *s*.

Продолжительность отдельных этапов возрастного развития зависит от условий местопроизрастания растений. Так, на молодых гарях у растений рассматриваемых видов ускоряются обменные процессы и быстрее завершаются



а
б
в
г
д
е

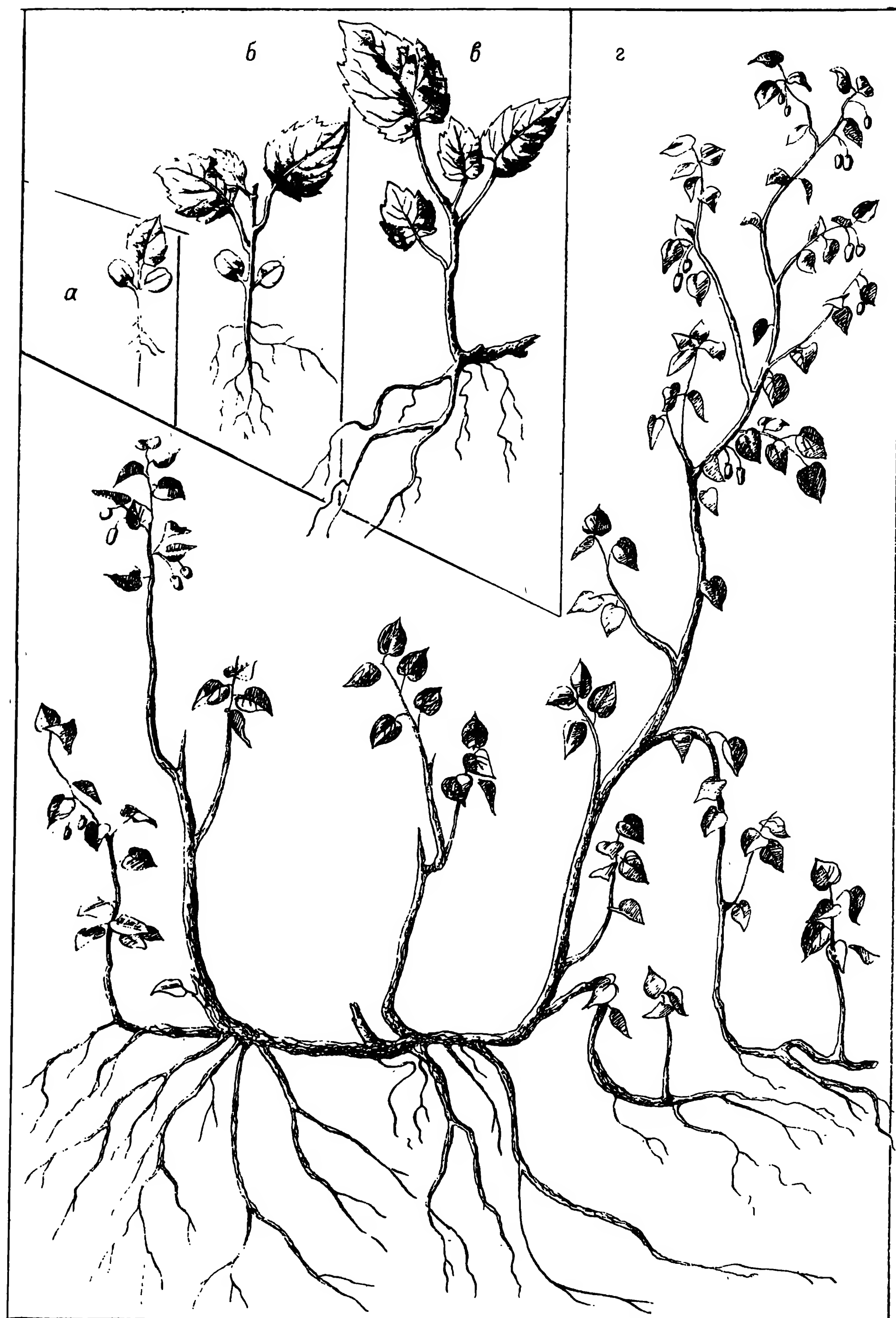


Рис. 2. Этапы возрастного развития *Actinidia kolomikta*.

а, б — проростки; растения: *в* — ювенильное, *г* — молодое генеративное.

Рис. 1. Этапы возрастного развития *Schisandra chinensis*.

а, б — проростки; растения: *в* — 2-летнее ювенильное, *г* — 5-летнее имматурное, *д* — виргинильное, *е* — субсенильное.

отдельные этапы онтогенеза и всего жизненного цикла. Начало генеративного периода у семенных растений лимонника в условиях гарей наступает на 6—7-м, а у актинидии — на 8—9-м годах жизни. У особей вегетативного происхождения генеративные органы могут возникать и в более раннем возрасте (3—4 лет). Генеративная зрелость семенных растений у обоих видов наступает в возрасте 8—12 лет. При этом у растений в состоянии g_2 может сохраняться относительно высокий урожай плодов в течение первых 2—4 лет, а затем отмечается периодичность в плодоношении растений со все возрастающими интервалами между урожайными годами и постепенным снижением урожайности. К 13—15 годам растения обоих видов, произрастающие на гарях, переходят в следующее возрастное состояние — g_3. Потеря способности плодоносить означает переход их в состояние *ss*. Процесс старения главного куста у актинидии и основной куртины у лимонника бывает связан с распадом их на вторичные кусты или куртины и отдельные скелетные оси. Вторичные кусты и куртины бывают, как правило, менее долговечными и по своим размерам уступают главным кустам и основным куртинам. Дочерние кусты редко живут более 30 лет, в то время как продолжительность развития главного куста может варьировать в зависимости от условий произрастания от 30 до 100 лет и более. Длительность большого жизненного цикла у актинидии и лимонника может достигать 200 лет и более.

В зависимости от экологических и фитоценотических условий изменяется не только длительность отдельных возрастных этапов и всего жизненного цикла, но и последовательность прохождения отдельных стадий онтогенеза. Длительные наблюдения за фиксированными особями изучаемых кустарниковых лиан, произрастающих в различных эколого-фитоценотических условиях, позволили выделить 5 основных вариантов их возрастного развития, которые относительно близки к обобщенной схеме поливариантности растений по темпам развития (Жукова, Смирнова, 1988).

1) Нормальное развитие особей лимонника и актинидии, сопровождающееся последовательным чередованием всех этапов возрастного состояния — от проростков до сенильных особей. Это типовой вариант онтогенеза, осуществляющийся по определенной программе со средними показателями длительности отдельных стадий; он характерен для сравнительно благоприятных условий развития растений данных видов.

2) Ускоренное развитие особей, происходящее за счет сокращения длительности отдельных возрастных состояний или пропуска одного или нескольких состояний. Как уже отмечалось, ускорение темпов развития происходит при увеличении скорости обменных процессов и интенсификации ростовых процессов при наиболее оптимальном сочетании экологических режимов среды. У многих растений лимонника ускоренные темпы развития отмечаются на гарях широколиственно-кедровых и темнохвойно-кедровых лесов в средних по увлажнению, достаточно освещенных местообитаниях. У особей актинидии ускоренное развитие наблюдается на гарях темнохвойно-кедровых и кедрово-темнохвойных лесов, распространенных в умеренно инсолируемых, более влажных местообитаниях. При довольно длительном отсутствии сомкнутого древесного полога на гарях и вырубках отмечается тенденция к удлинению генеративного периода и сокращению прегенеративного периода (нередко с пропуском состояний *im* или *v*). Вследствие ускоренного процесса развития растений происходят и более быстрое их старение, и отмирание (иногда с пропуском состояний *ss* или *s*).

3) Замедленное развитие, проявляющееся в задержке темпов ростовых процессов и увеличении продолжительности отдельных возрастных состояний. При этом возможен пропуск одного или нескольких возрастных состояний. Замедленное развитие растений исследуемых видов на отдельных этапах их жизненного цикла, и особенно в прегенеративном периоде, отмечается в небла-

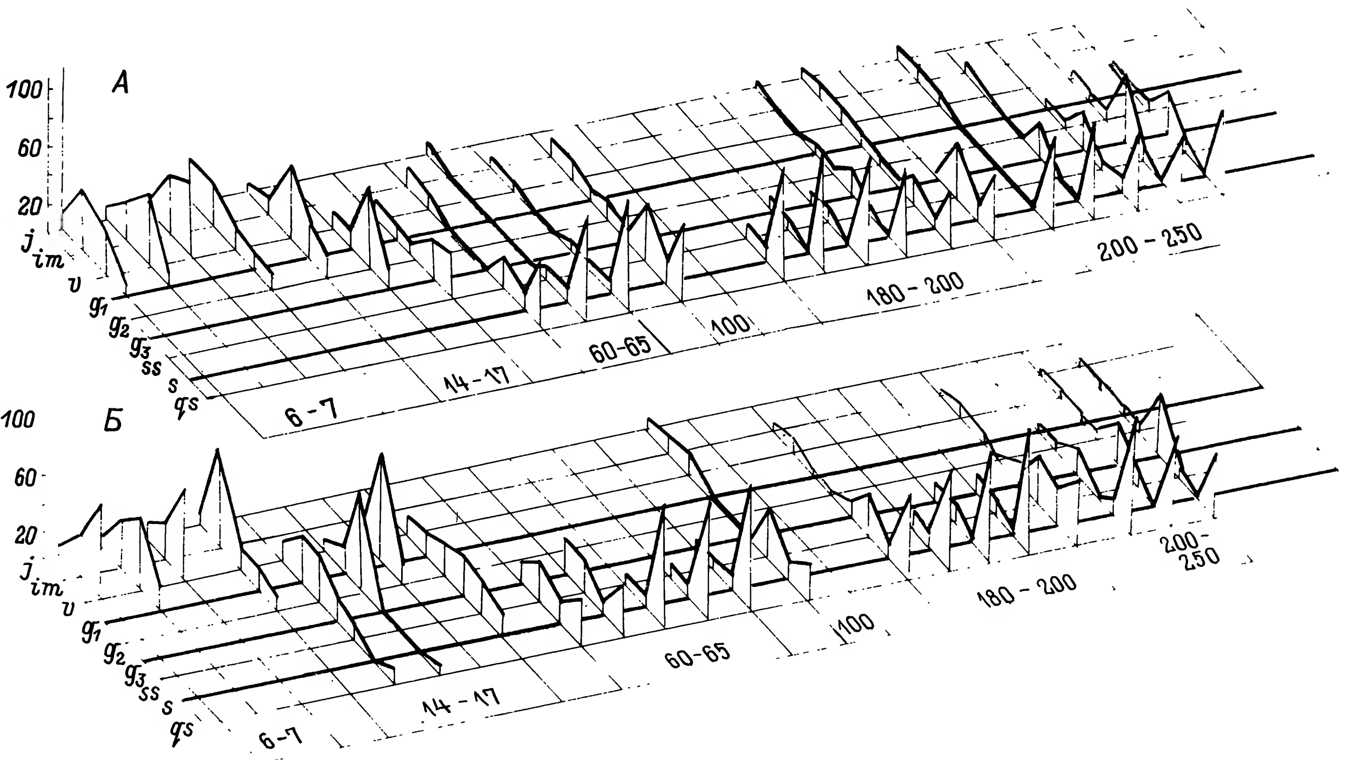


Рис. 3. Возрастные спектры ценопопуляций *Actinidia kolomikta* (*А*) и *Schisandra chinensis* (*Б*) на разных этапах послепожарных сукцессий в свежих и влажных кедрово-широколиственных, темнохвойно-кедровых и кедрово-темнохвойных лесах.

По осям ординат — доля возрастных групп в общем составе ценопопуляции, %; по наклонным осям: слева — возрастные состояния, справа — возраст сообщества после пожара, лет.

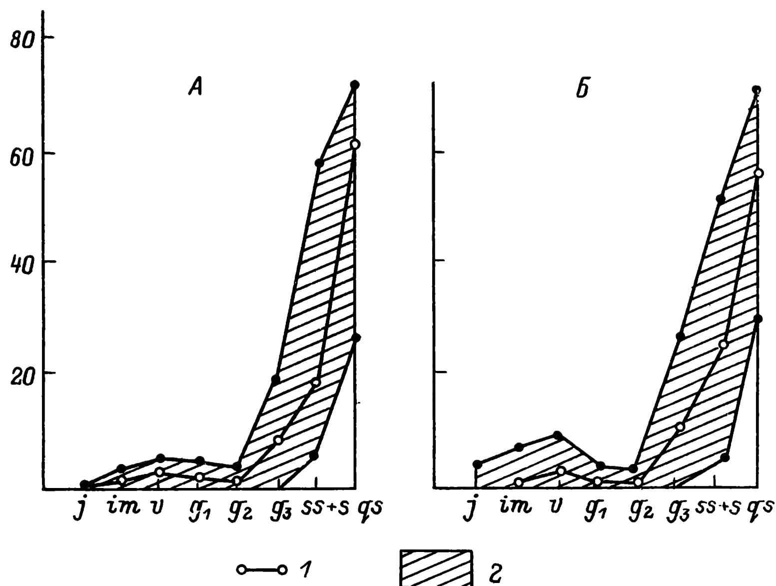


Рис. 4. Базовые спектры ценопопуляций *Schisandra chinensis* (*А*) и *Actinidia kolomikta* (*Б*).
1 — базовый спектр, *2* — зона базового спектра. По осям абсцисс — возрастные состояния; по осям ординат — доля возрастных групп в популяции, %.

гоприятных для них условиях произрастания по каким-либо основным прямодействующим экологическим факторам (тепло, увлажнение и т. д.). В крайних условиях среды нередко молодые растения переходят в состояния *ss* и *s*, минуя генеративные. Для обоих изучаемых видов такие условия создаются в местообитаниях с сухими и периодически сухими слабо развитыми почвами, к которым приурочены лещинно-рододендроновые и бруснично-рододендроновые леса.

4) Прерывистое развитие, связанное с временной задержкой активной жизнедеятельности растений на отдельных этапах их возрастного развития. Задержка развития в этом варианте в отличие от предыдущего обусловлена переходом особей в квазисенильное состояние с крайне низкой жизнеспособностью. Это состояние характерно преимущественно для молодых растений, пребывающих в угнетенном состоянии в фитоценотически неблагоприятных условиях. В дальнейшем при улучшении условий для развития данных растений (образование просветов, снижение конкурентных отношений и т. д.) может происходить возврат их в то же самое или более раннее возрастное состояние или омоложение. Заметное омоложение ценопопуляций исследуемых кустарниковых лиан за счет квазисенильных особей обычно происходит в период интенсивного распада верхнего древесного полога.

5) Неполный вариант онтогенеза, или отмирание особей на разных этапах жизненного цикла до наступления старческого периода. Причинами незавершенности полного жизненного цикла растений могут быть неблагоприятные условия местообитаний, конкурентные отношения или повреждения растений животными, человеком.

В одних и тех же растительных сообществах обычно наблюдаются различные варианты возрастного развития растений. Определенное представление о характере развития ценопопуляций рассматриваемых видов могут дать их возрастные спектры, составленные на разных этапах послепожарного восстановления лесов в различных местообитаниях.

При сопоставлении возрастных спектров ценопопуляций лимонника и актинидии на разных этапах послепожарных сукцессий обнаружены общие для них черты возрастного развития (рис. 3).

В производных сообществах инициальных и серийных стадий сукцессий возрастная структура ценопопуляций обоих видов претерпевает быстрые и однонаправленные изменения, что характерно для сукцессивных ценопопуляций (Уранов, Смирнова, 1969). На начальных этапах сукцессий их спектры левосторонние, неполночленные, с максимумами на группах *im* или *v*. Под пологом 14—17-летних мелколиственных молодняков максимумы смещаются на группы генеративных особей. На более поздних этапах сукцессий ценопопуляции данных видов кустарниковых лиан имеют правосторонние возрастные спектры с преобладанием постгенеративных и квазисенильных особей вегетативного происхождения.

В целом характер развития ценопопуляций лимонника китайского и актинидии коломикта в ходе послепожарных сукцессий можно представить как ускоренное прохождение этапов становления и полного развития с последующим длительным этапом накопления стареющих, старых и квазисенильных особей.

Анализ возрастных спектров ценопопуляций лимонника и актинидии на завершающих этапах послепожарных сукцессий и в климаксовых сообществах в широком диапазоне эколого-фитоценотических условий показал сравнительно близкое соотношение возрастных групп особей независимо от характера местообитаний. Это позволило выделить обобщающие, или базовые, спектры, согласно работе Л. Б. Заугольновой (1976), отражающие основные биологические особенности изучаемых видов (рис. 4).

У обоих видов базовые спектры полносоставные, включающие в себя весь набор возрастных состояний. Относительная стабильность возрастной структуры ценопопуляций исследуемых видов на завершающих этапах лесовосстановительного процесса после пожаров и в климаксовых сообществах сохраняется преимущественно за счет вегетативного размножения и способности квазисенильных особей омолаживаться в отдельных локусах. У особей лимонника вегетативное размножение, начинающееся преимущественно в генеративном периоде, сопровождается неглубоким омоложением дочерних растений до возрастного состояния *v*. Реже вегетативное размножение у них осуществляется при естественном или искусственном отделении части корневищ в виргинильном периоде. При этом дочерние растения пребывают в возрастном состоянии *im* или *j*.

У растений актинидии вегетативное размножение нередко также начинается с генеративного периода. При этом происходит формирование омоложенных партикул на отделившихся участках эпигеогенных корневищ.

У обоих рассматриваемых видов кустарниковых лиан полное омоложение ценопопуляций происходит только после сильных нарушений растительного покрова внешними факторами (пожарами, рубками и др.).

Совокупный анализ характера возрастного развития и поведения *Schisandra chinensis* и *Actinidia kolomikta* на разных этапах лесовосстановительного процесса после пожаров позволяет считать эти виды довольно конкурентоспособными, имеющими черты как реактивности благодаря высоким темпам вегетативного разрастания и захвата освободившихся площадей, так и толерантности, связанной с длительным и постоянным их пребыванием в сложившихся растительных сообществах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воробьев Д. П. Обзор дальневосточных видов *Actinidia* Lind. // Тр. Горнотаежной станции ДВФ АН СССР. Владивосток, 1939. Т. 3. С. 1—38.

Гутникова З. И. Лимонник на Дальнем Востоке // Материалы к изучению стимулирующих и тонизирующих средств корня женьшеня и лимонника. Владивосток, 1951. Вып. 1. С. 23—43.

Жукова Л. А., Смирнова О. В. Элементы популяций и их дифференциация // Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. С. 13—33.

Заугольнова Л. Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений // Ценопопуляции растений. М., 1976. С. 81—91.

Измоденов А. Г. Богатства кедрово-широколиственных лесов. М., 1972. 119 с.

Истомина И. И. Явление квазисенильности и его роль в жизни популяций на примере лещины обыкновенной // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. М., 1982. С. 150—154.

Комарова Т. А. Развитие и продуктивность актинидии коломикта (*Actinidia kolomikta* Maxim.) в Южном Сихотэ-Алине // Биоморфология растений Дальнего Востока. Владивосток, 1983. С. 48—62.

Комарова Т. А. Жизненный цикл и продуктивность лимонника китайского *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill. // Структура и продуктивность лесных биогеоценозов. Владивосток, 1984. С. 122—131.

Комарова Т. А. Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток, 1986. 222 с.

Комарова Т. А. Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток, 1992а. 291 с.

Комарова Т. А. Развитие и продуктивность травянистых и кустарниковых ценопопуляций (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток, 1992б. 183 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7—204.

Работнов Т. А. Фитоценология. 1-е изд. М., 1978. 384 с.

Российский Д. М. Новые стимулирующие и тонизирующие препараты из флоры отечественных лекарственных растений (препараты лимонника) // Клиническая медицина. 1945. Т. 23. Вып. 9. С. 22—27.

Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А. и др. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. С. 14—43.

Титлянов А. А. Актинидия и лимонник. Владивосток, 1959. 40 с.

Уранов А. А. Возрастной спектр ценопопуляций как функции времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—34.

Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 1. С. 119—134.

Хохряков А. П., Мазуренко М. Т. Типы побегов и их эволюция у жимолостных // Бюл. МОИП. 1968. Вып. 70. С. 65—98.

Юрашевский Н. К. О химическом анализе плодов китайского лимонника // Сов. ботаника. 1935. № 2. С. 108.

Яблоков А. С. Разведение лимонника китайского // Исследования по лесному хозяйству. М.—Л., 1949. Вып. 26. С. 236—250.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 15 II 1994

SUMMARY

The pattern of the morphogenesis and age-related structure of bushy lianas (*Schisandra chinensis* and *Actinidia kolomikta*) were studied for 19 years (1975—1993) at burn sites and clearings of different age in the *Pinus koraiensis* broad-leaved and the *Pinus koraiensis* dark coniferous forests in the South Sikhote-Alin mountains. The age spectra of the bushy liana coenopopulations were suggested for the early, middle and late stages of post-fire successions in the *Pinus koraiensis* broad-leaved forests. The basic (typical) spectra for bushy liana coenopopulations were established in different environmental conditions.

УДК 577.472 : 581.9 + 591.3 (470.1) © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 9

Н. В. Вехов

ГИДРОФИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ ДОЛИН МАЛЫХ РЕК КАРСТОВОЙ ОБЛАСТИ ОНЕГО-ДВИНСКОГО ВОДОРАЗДЕЛА

N. V. VEKHOV. HYDROPHILOUS PLANTS IN VALLEYS OF SMALL RIVERS OF KARST AREA ON THE ONEGA—DVINA WATERSHED

Изучены состав флоры и специфика зарослей в реках преимущественно горного и полугорного характера в таежной зоне Архангельской обл. (левобережье р. Онеги и Онего-Двинский водораздел). Отличие флоры и растительности рек изученного района от таковых других таежных территорий определяется своеобразием послеледникового грядово-холмистого рельефа с преобладанием мощных толщ известняков, перекрытых сверху маломощными четвертичными отложениями, а также распространением карстовых явлений и минерализованных природных вод. За исключением редких заболоченных участков пойменных террас, где произрастают обычные водно-болотные ассоциации, широко распространены группировки с участием кальцефильных видов гидрофильных растений (харовые водоросли *Nitella flexilis*, *Chara gracilis* и др., некоторые виды мхов из родов *Cratoneurum* и *Drepanocladus*), обычные в горных потоках и на скалах в воде мхи (*Brachythecium rivulare*, *Fontinalis antipyretica*, *Philonotis fontana*, *Hygrohypnum ochraceum* и др.), характерные для щелочных и нейтральных вод. В большей части биотопов в руслах рек отсутствуют настоящие заросли гидрофильных растений, преобладают гело- и гигрофиты. Такие группировки не типичны для таежной зоны, их специфика обусловлена природными факторами данного региона, а не последствиями антропогенного воздействия.

В таежной зоне европейской территории России в ботаническом отношении мало изучена обширная карстовая область Онего-Двинского междуречья (Соколова, 1937; Флора..., 1974—1977), впервые описанная Н. Н. Соболевым (1899) и являющаяся одним из крупнейших карстовых регионов Русской равнины (Гвоздецкий, 1954). Эта территория характеризуется своеобразным рельефом — обилием крупных моренных холмов, выходов коренных пород, небольшой заболоченностью водосборов, слабым развитием речной сети и малой выработанностью долин рек, что в целом не типично для таежной зоны севера Евразии. Верховья рек по экологическим условиям сходны с горными потоками.

В конце июля—августе 1992 г. автор изучал флору и биотопическое распределение водных растений в верховьях р. Емцы (10—15-километровый участок долины от пос. Савинский до пос. Река Емца) и р. Ваймуги (10—15-километровый участок долины от истока — оз. Обозера — и вниз по течению), входящих в водосборный бассейн р. Сев. Двины; в низовьях р. Иксы — левого притока р. Онеги (10—12-километровый участок, примерно от слияния ее с р. Лужмой до устья) — и р. Шелексы — притока р. Емцы (10—12-километровый участок, включая устье у пос. Савинский) (63°30′—62°30′ с. ш., 38°30′—41°00′ в. д.). Рассмотрению результатов проведенных исследований посвящена настоящая статья.

Цветковые растения, за исключением осок, определены автором. Осоки определены А. Н. Кулиевым (Институт охраны природы и заповедного дела Минприроды Российской Федерации, Москва), мхи идентифицированы О. М. Афониной (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург) и Е. Я. Мульдияровым (НИИ биологии и биофизики Томского университета, Томск), а харовые водоросли — Б. Ф. Свириденко (Педагогический институт, Петропавловск, Казахстан), за что автор им очень благодарен. Названия растений даны по сводкам А. Л. Абрамовой с соавт. (1961), М. М. Голлербаха и Л. К. Красавиной (1983), С. К. Черепанова (1981). Состав и распространение гидрофильных растений приведены в табл. 1, 2. Высшие водные растения подразделены на экологические группы: hd — гидрофиты (гидро- и гидатофиты); hl — гелофиты; hh — гигрофиты; hd-hl — гидро-гелофиты; hl-hh — гело-гигрофиты.

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав и распространение водных цветковых растений в долинах обследованных участков рек

Виды	Реки							
	Ваймуга		Икса		Емца		Шелекса	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Equisetum fluviatile L.	+	+	+	+	+	+	+	+
E. palustre L.	+	+	+	+	+	+	+	+
Sparganium angustifolium Michx.	+	+	+	+	—	+	—	+
S. erectum L.	+	+	+	+	—	+	—	+
S. minimum Wallr.	—	+	—	+	—	+	—	+
S. simplex Huds.	+	+	+	+	—	+	—	+
Potamogeton alpinus Balb.	—	+	+	+	—	+	—	+
P. berchtoldii Fieb.	—	+	—	+	—	+	—	+
P. filiformis Pers.	—	—	+	—	—	—	—	—
P. gramineus L.	—	—	+	+	—	—	—	—
P. lucens L.	—	+	+	+	—	—	—	—
P. natans L.	—	—	+	+	—	—	—	—
P. pectinatus L.	+	+	+	+	+	+	—	+
P. perfoliatus L.	+	+	+	+	—	—	—	—
P. praelongus Wulf.	+	+	+	+	—	—	—	—
Alisma plantago-aquatica L.	+	+	+	+	+	+	+	+
Sagittaria sagittifolia L.	—	+	+	+	—	—	—	—
Butomus umbellatus L.	—	—	+	+	—	—	—	—
Alopecurus aequalis Sobol.	—	+	—	+	—	+	—	+
Elodea canadensis Michx.	+	+	—	—	+	+	+	+
Eleocharis palustris (L.) Roem. et Schult.	+	+	+	+	—	+	—	+
Carex acuta L.	+	+	+	+	+	+	+	+
C. acutiformis Ehrh.	—	+	—	+	—	+	—	—
C. flava L.	—	+	—	+	—	+	—	+
C. lasiocarpa Ehrh.	—	+	—	+	—	+	—	+
C. rostrata Stokes	+	+	+	+	+	+	+	+
C. vesicaria L.	—	+	—	+	—	+	—	+
Calla palustris L.	—	—	—	—	—	+	—	—
Lemna minor L.	—	+	—	+	+	+	—	+
L. trisulca L.	—	+	—	+	+	+	—	—
Juncus ambiguus Guss.	—	+	+	+	—	+	—	—
J. articulatus L.	+	+	—	+	+	+	+	—
J. bufonius L.	—	—	+	+	—	+	—	+
J. compressus Jacq.	+	+	—	+	—	+	—	—
J. filiformis L.	—	+	—	+	—	+	—	+
Polygonum amphibium L.	—	+	+	+	+	+	—	+
Nymphaea candida J. et C. Presl.	—	—	—	+	—	—	—	—
Nuphar lutea (L.) Smith	—	+	+	+	—	+	—	+
Ceratophyllum demersum L.	—	+	—	+	—	—	—	—
Caltha palustris L.	—	+	—	+	—	+	—	+
Batrachium eradicatum (Laest.) Fries	+	+	+	+	+	+	—	+
B. trichophyllum (Chaix) Bosch	+	+	+	+	+	+	+	+
Ranunculus lingua L.	—	—	—	—	+	+	—	—
R. reptans L.	+	+	+	+	+	+	+	+
Rorippa amphybia (L.) Besser	—	+	—	+	—	+	—	+
R. palustris (L.) Besser	—	+	—	+	—	+	—	+
Cardamine pratense L.	—	+	—	+	—	+	—	+
Comarum palustre L.	—	+	—	+	+	+	—	+
Geum rivale L.	—	+	—	+	—	+	—	+
Callitriche hermaphroditica L.	+	+	+	+	+	+	+	+

Таблица 1 (*продолжение*)

Виды	Реки							
	Ваймуга		Икса		Емца		Шелекса	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Callitriche verna L.	+	+	+	+	+	+	+	+
Myriophyllum spicatum L.	—	+	—	+	—	+	—	+
Hippuris vulgaris L.	+	+	+	+	+	+	—	+
Menyanthes trifoliata L.	—	—	—	—	—	+	—	—
Veronica beccabunga L.	—	—	—	—	+	+	+	+
Cicuta virosa L.	—	+	—	+	—	+	—	+
Sium latifolium L.	—	+	+	+	—	+	—	+
Oenanthe aquatica (L.) Poir.	—	+	+	+	—	+	—	+
Peucedanum palustre L.	—	—	+	+	—	—	—	—
Androsace filiformis Retz.	—	—	+	—	—	—	—	—
Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb.	—	—	—	—	+	+	+	+
Utricularia intermedia Hayne	—	+	—	+	—	+	—	+
U. minor L.	—	+	—	+	—	+	—	+
U. vulgaris L.	—	+	—	+	—	+	—	+
Scutellaria galericulata L.	+	+	—	—	—	—	—	—
Всего видов	22	52	33	56	21	42	13	44

Примечание. 1 — русло, 2 — старицы.

Обследованные участки русел небольших рек прорезают мощные моренные холмы, выходы коренных пород и незначительные выровненные территории. Специфический характер рельефа Онего-Двинского водораздела обусловлен интенсивными карстовыми процессами на преимущественно плоской структурно-денудационной равнине. Обычны выходы мощных подземных источников с температурой воды до 2—3 °С зимой (Филенко, 1974) и до 8—14 °С летом (наши данные). Глубина вреза долин рек Иксы, Емцы и Шелексы достигает 30, а Ваймуги — 40 м. Заболоченность речных бассейнов рек Ваймуги, Емцы и Шелексы составляет 13—17%; в долине р. Иксы болота обычны. Воды по химическому составу сульфатно-кальциевые; минерализация вод в зимнюю межень — от 297 (р. Шелекса) до 339—361 мг/л (реки Икса, Ваймуга и Емца), а в период половодья — около 42—100 мг/л (Филенко, 1974). По берегам, в поймах и на дне рек обильны выходы подземных источников с низкими температурами воды. Из-за этого даже в самый разгар лета речные водные толщи не прогреваются выше 12—14 °С, хотя температура воздуха достигает 25—28 °С.

На обследованных участках рек часты перекаты, обычно приуроченные к местам пересечения руслами рек моренных холмов и массивов коренных пород. Плёсовидные расширения практически отсутствуют; расширения русел с замедленным течением и большой глубиной занимают не более 10—25% от общей протяженности обследованных участков. В руслах преобладают твердые грунты (галечники с валунами, монолиты коренных пород и плотные глины); илистые, песчано-глинистые и заиленные грунты занимают не более 15—25% площади дна русел рек и участков с быстрым течением. Уровень воды в послепаводковый период и летнюю межень резко падает, поэтому глубина во время обследования была от 0.2 до 2.5—3.0 м. Для долин рек характерны слабо выраженные пойменные террасы: их ширина не превышала 0.1—0.3 км. Ширина русел рек — от 10 до 300—400 м. Озера-старицы расположены в редких меандрах рек (р. Икса, ниже устья р. Лужмы) и в устьях их притоков (р. Емца, у устья р. Шелексы и у выходов подземных источников; р. Ваймуга, в 7—8 км ниже

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав и распространение харовых водорослей и мхов в долинах обследованных участков рек

Виды	Реки							
	Ваймуга		Икса		Емца		Шелекса	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Харовые водоросли								
Nitella flexilis (L.) Ag.	—	—	—	+	+	+	+	+
N. mucronata (A. Br.) Miquel	—	—	—	—	+	+	+	+
Chara fragilis Desv.	+	—	+	+	+	+	+	+
C. delicatula Ag.	—	—	—	—	+	+	+	+
C. contraria A. Br.	—	—	—	—	—	+	—	+
C. aspera Deth. ex Willd.	—	—	—	—	—	+	—	+
Мхи								
Brachythecium rivulare Br., Sch. et Gmb.	—	—	—	—	+	+	+	+
Rhynchostegium riparoides (Hedw.) C. Jens.	—	—	—	—	+	+	+	+
Fontinalis antipyretica Hedw.	+	+	+	+	+	+	+	+
Philonotis fontana (Hedw.) Brid.	—	—	+	+	+	+	+	+
Cratoneurum filicinum (Hedw.) Roth	—	—	—	—	+	+	+	+
C. commutatum (Hedw.) Roth	—	—	+	—	+	+	+	+
C. commutatum falcatum (Brid.) C. Jens.	—	—	—	—	+	+	—	—
Calliergon giganteum (Scimp.) Kindb.	—	—	—	+	—	—	—	—
Drepanocladus aduncus (Hedw.) Monkem.	—	—	+	+	—	+	—	—
D. exannulatus (Br., Sch. et Gmb.) Warnst.	—	—	+	+	—	+	—	+
Hygrohypnum ochraceum (Wils.) Loeske	—	—	+	+	+	+	+	+
Scorpidium scorpioides (Hedw.) Limpr.	—	+	—	—	—	+	—	—
Leptodictyum riparium (Hedw.) Warnst.	—	—	—	—	+	+	+	+
Всего видов	2	2	7	8	13	18	12	15

Примечание. 1 — русло, 2 — старицы.

истока). Эти озера не более 100—350 м в длину, а в ширину — от 5—15 до 50—150 м, их глубина составляет от 10—40 см до 2—2.5 м.

Всего в различных биотопах в пределах обследованных участков небольших рек Онего-Двинского водораздела обнаружено 65 видов цветковых гидрофильных растений, 13 видов мхов и 6 видов харовых водорослей. Среди цветковых преобладают обычные в среднетаежных ландшафтах севера европейской части России виды. Из найденных в составе гидрофильной флоры этого региона видов только 10 цветковых (*Equisetum fluviatile*, *E. palustre*, *Potamogeton pectinatus*, *Alisma plantago-aquatica*, *Carex acuta*, *C. rostrata*, *Batrachium trichophyllum*, *Ranunculus reptans*, *Callitriche hermaphroditica*, *C. verna*) и 1 вид мхов (*Philonotis fontana*) отмечены в долинах всех четырех рек, причем они произрастают как в руслах, так и в озерах-старицах. Для *Sparganium angustifolium*, *S. erectum*, *S. simplex*, *Potamogeton alpinus*, *P. gramineus*, *P. lucens*, *P. perfoliatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Butomus umbellatus*, *Eleocharis palustris*, *Juncus articulatus*, *J. bufonius*, *Polygonum amphibium*, *Nuphar lutea*, *Comarum palustre*, *Peucedanum palustre* и ряда других также выявлено аналогичное распространение, но не во всех долинах. Произрастающих только в руслах рек гидрофитов очень мало: лишь в р. Иксе обнаружено 3 вида рдестов (*Potamogeton filiformis*, *P. praelongus*, *P. natans*), не найденных в руслах других обследованных рек. На обследованных участках долин всех четырех рек флора цветковых в руслах беднее, чем в поймах. Число видов в озерах-старицах в

1.7 (р. Икса), 2.0 (р. Емца), 2.4 (р. Ваймуга) и в 3.4 (р. Шелекса) раза больше, чем в руслах тех же рек. Большее видовое разнообразие флоры в пойменных озерах обусловлено главным образом присутствием в ее составе гидро-гелофитов (*Sparganium minimum, Potamogeton berchtoldii, Lemna trisulca, Nymphaea candida, Rorippa amphibia, R. palustris, Myriophyllum spicatum, Utricularia intermedia, U. minor, U. vulgaris*) и гигро-гелофитов (*Cicuta virosa, Sium latifolium, Oenanthe aquatica*), не найденных в руслах рек. Подобное распределение цветковых растений в долинах рек с аналогичным характером русел — обычное явление, так как лишь в поймах стабилизируется экологическая обстановка для гидрофитов. В этом плане отмеченные различия во флорах долин рек Онего-Двинского водораздела и различия во флорах долин небольших рек на западном макросклоне Полярного Урала (Вехов, 1991) сходны между собой.

В биотопах русел и пойм рек доминируют гело- и гигрофиты, обычные в лесной зоне в прибрежье, в зоне заплесков, на обнажающихся при падении уровня воды грунтах, на временно затопляемых и заболоченных участках ландшафтов и им подобных биотопах. Видимо, это связано с тем, что гело- и гигрофиты имеют более прочные стебли и листья, поэтому в отличие от многих гидрофитов более устойчивы к условиям обитания в руслах рек с преобладанием полугорного, а на некоторых участках даже горного характера течения. Однако и в руслах таких рек при некотором улучшении условий обитания для гидатофитов (снижении скорости течения на участках с плёсовидными расширениями) появляются прикрепленные гидрофиты (*Potamogeton filiformis, P. praelongus, P. natans* — в русле р. Иксы). В долинах этих малых рек в Архангельской обл. указанные виды можно рассматривать как своеобразные индикаторы стабилизации экологической обстановки для гидатофитов в руслах.

Влияние высокой степени минерализации природных вод проявляется в широком распространении харовых водорослей (табл. 2), произрастании кальцефильных видов мхов из родов *Cratoneurum* и *Drepanocladus* (табл. 2), наличии на листьях и стеблях водных высших растений и мхов твердых корок из минеральных солей, отсутствии сфагновых мхов на крайне редких здесь заболоченных участках, отсутствии или очень угнетенном состоянии гидрофильных растений в старицах, протоках, ручьях и руслах рек на участках выходов подземных источников с холодной минерализованной водой.

В составе флор обследованных участков рек Онего-Двинского водораздела менее многочисленны, чем в равнинных реках и водораздельных озерах лесной зоны европейской России, такие обычные роды, как *Juncus*, *Potamogeton*, *Scirpus*, *Ranunculus*, *Eleocharis*, *Carex*, *Batrachium* и ряд других. В пределах своих ареалов в более южных регионах эти гидрофиты занимают обширные увлажненные участки выше уреза воды, а также обсыхающие при падении уровня воды донные грунты (*Juncus*, *Eleocharis*, *Scirpus*, *Carex*, *Ranunculus*), сплавины, прибрежные мелководья и глубины до 1.0—2.5 м (*Eleocharis*, *Scirpus*, *Carex*), заиленные песчано-глинистые, песчано-галечниковые грунты с обилием растительных остатков (*Potamogeton*, *Batrachium*) в равнинных реках, водораздельных и пойменных озерах и на заболоченных участках ландшафтов. В долинах рек Емцы, Иксы, Шелексы и Ваймуги не обнаружены обычные в пойменных водоемах, руслах рек и на заболоченных участках пойм лесной зоны России *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Stratiotes aloides* L., *Glyceria fluitans* (L.) R. Br., *G. maxima* (Hartm.) Holmb., *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Limosella aquatica* L., *Subularia aquatica* L., *Elatine hydropiper* L. и многие другие гигро-, гидро- и гидатофиты. Видимо, крайне небольшие площади характерных для этих растений биотопов или даже полное их отсутствие на обследованных участках долин небольших рек — одна из причин заметной обедненности флоры представителями указанных родов в данной части таежного региона Архангельской обл.

При анализе флор отдельных речных долин выявлено попарное сходство по обилию видов между долинами рек Ваймуги и Иксы, Емцы и Шелексы. В долинах рек Ваймуги и Иксы обнаружено произрастание соответственно 52 и 56 видов цветковых, 2 и 8 видов мхов. В отличие от них в долинах рек Емцы и Шелексы количество цветковых несколько меньше — соответственно 42 и 44, а мхов, наоборот, в несколько раз больше — соответственно 18 и 15 видов (табл. 1, 2). Столь заметные различия в количестве видов, видимо, следует связывать с неодинаковыми экологическими условиями для произрастания гидрофитов. На реках Ваймуге и Иксе меньше сказывается отрицательное влияние изливающихся в них подземных источников, так как они малочисленны на обследованных участках долин (вследствие чего минерализация воды ниже). Очевидно, поэтому здесь больше доля цветковых растений в составе флор гидрофитов (присутствуют *Potamogeton filiformis, P. gramineus, P. lucens, P. natans, P. perfoliatus, P. praelongus, Sagittaria sagittifolia, Butomus umbellatus, Ceratophyllum demersum, Peucedanum palustre, Androsace filiformis, Scutellaria galericulata*, обычные в озерах и реках таежной зоны с повышенной кислотностью), нет мхов-кальцефилов (*Brachythecium, Rhynchostegium*) или они единичны (только 1 вид из рода *Cratoneurum*) и только 2 вида харовых водорослей (*Nitella flexilis, Chara fragilis*). Напротив, следствием высокой минерализации речных вод из-за обилия изливающихся в русла и старицы подземных источников следует считать обедненность флоры цветковых растений долин рек Емцы и Шелексы (отсутствуют *Potamogeton filiformis, P. gramineus, P. lucens, P. natans, P. perfoliatus, P. praelongus, Sagittaria sagittifolia, Butomus umbellatus, Ceratophyllum demersum, Peucedanum palustre, Androsace filiformis, Scutellaria galericulata*), максимальное разнообразие в целом харовых водорослей и мхов-кальцефилов (произрастают несколько видов из рода *Cratoneurum*, а также представители родов *Brachythecium*, *Rhynchostegium, Leptodyctium*) (в р. Емце — 18, в р. Шелексе — 15 видов). Выявленные особенности флоры в пределах каждой из долин рек характерны как для русел, так и для пойменных озер-стариц.

Одним из главных отличий флоры гидро-, гело- и гигрофитов долины р. Иксы (левобережье р. Онеги) от флор трех других обследованных рек (Онего-Двинское междуречье) следует считать отсутствие в ней *Elodea canadensis*. Наблюдающаяся сейчас тенденция расширения ареалов ряда форм гидро- и гидатофитов, в том числе элодеи, характерна для формирования современной флоры гидрофильных растений в данном регионе таежной зоны России в условиях прогрессирующего антропогенного пресса (Вехов, 1994). Поэтому факт присутствия или отсутствия таких видов имеет большое значение для сравнительного анализа флор водных экосистем обследованных участков речных долин. По наблюдениям автора в 1992 г., элодея канадская освоила пока только водоемы и водотоки на Онего-Двинском водоразделе (подробнее см.: Вехов, 1994), но еще не заселила долину р. Онеги.

На обследованных участках долин малых рек выявлено своеобразие в распределении гидрофильных растений по биотопам, а также описаны наиболее распространенные и редкие типы зарослей гидрофитов.

В руслах рек обнаружены небольшое видовое разнообразие водных и околоводных растений, преобладание в разных биотопах в основном гигро- и гелофитов (*Equisetum fluviatile, E. palustre, Sparganium affinis, S. angustifolium, S. erectum, Potamogeton alpinus, P. pectinatus, P. gramineus, Alisma plantago-aquatica, Butomus umbellatus, Carex acuta, C. rostrata, Juncus ambiguus, J. articulatus, Caltha palustris, Batrachium eradicatum, B. trichophyllum, Ranunculus reptans, Veronica beccabunga, Callitriche verna, Elodea canadensis*).

На обсыхающих при падении уровня воды прибрежных мелководьях отсутствуют настоящие заросли гидро-, гело- и гигрофитов. Здесь обнаружены только маловидовые разрастания (кроме указанных доминантов, встречаются

Potamogeton gramineus, Ranunculus reptans, Callitriche verna). Вероятно, в силу пограничного положения этих биотопов заросли здесь никогда не достигают значительных размеров и густоты и всегда находятся на начальных этапах формирования растительных сообществ. Ежегодно бóльшая их часть только после понижения уровня воды и обнажения грунтов образуется заново в результате укоренения частей растений, случайно выброшенных речными потоками, либо макрофитов, занесенных сюда из пойменных биотопов. Видимо, весной и в начале лета следующего года покоящиеся зачатки и талломы растений в этих биотопах гибнут из-за сноса и размывания грунтов речными потоками во время паводка.

На разных по протяженности (от 10—40 см до 10—150 м) и ширине (от 5—10 см до 2—2.5 м) заиленных, с глинисто-песчаными грунтами участках прибрежий вдоль уреза воды (образовавшихся при обвалах и размывании берегов весной, нередко с выходами подземных вод и обсыхающих при падении уровня прибрежных мелководий) отмечены довольно густые разрастания из *Equisetum palustre, Sparganium affinis, S. erectum, Elodea canadensis, Potamogeton alpinus, P. gramineus, Callitriche verna, Ranunculus reptans* и некоторых других видов. Размеры зарослей определяются площадями биотопов.

На галечниковых, с отдельными валунами мелководных перекатах, песчано-галечниковых перекатах без валунов, порогах из валунов и малообработанных глыб и ступенчатых порогах из валунов цветковые растения представлены всего 7 видами (*Sparganium angustifolium, Potamogeton pectinatus, P. gramineus, Butomus umbellatus, Batrachium eradicatum, B. trichophyllum, Veronica beccabunga*); преобладают мхи (табл. 2). В воде между камнями на заиленных песках с глиной и мелкой галькой обнаружены отдельные укоренившиеся растения и небольшие (площадью не более 0.5—2.5 м^2) куртины *Batrachium eradicatum, B. trichophyllum, Sparganium angustifolium, Potamogeton pectinatus*. В основном же находящиеся под водой и торчащие из воды камни покрыты мхами *Fontinalis antipyretica, Philonotis fontana* и др. (табл. 2); изредка на них отмечены *Scutellaria galericulata* и *Veronica beccabunga*. Небольшие заросли из этих гидрофитов с участием *Hippuris vulgaris* формируются на прибрежных песчано-глинистых отмелях (шириной до 0.5—1.5 м, глубиной до 5—40 см) на участках русла ниже перекатов и порогов.

Эти типы зарослей преобладают на большей площади русел обследованных участков рек.

В руслах рек выявлено несколько редких типов зарослей. На заиленно-глинистых грунтах в устьях притоков и меандрах, плотных глинисто-галечниковых грунтах на участках с прямыми руслами обнаружены заросли (в виде куртин разной площади, удаленных друг от друга на 3—20 м и чередующихся с отдельными редкими растениями между ними) из *Sparganium angustifolium, S. erectum, S. simplex, Potamogeton alpinus, P. gramineus, P. lucens, P. pectinatus, P. perfoliatus, Nuphar lutea, Elodea canadensis, Polygonum amphibium, Butomus umbellatus*. Обычно здесь доминируют 1—2 вида ежеголовника (чаще *Sparganium erectum* и *S. angustifolium*) и рдеста (чаще других *Potamogeton alpinus* и *P. perfoliatus*), а также *Elodea canadensis*. Локальные заросли занимают площадь от 5—10 до 100—200 м^2 и глубины от нескольких сантиметров до 1.2—1.6 м — от самого уреза воды до середины русел. В устьях притоков заросли расположены между наносами песка, в обмелевших протоках и небольших изолированных заливах, где нет течения, а также в основном потоке течения; они занимают до 50—80% площади дна.

На извилистых участках русел куртинообразные заросли располагаются вдоль берега, противоположного вершине меандра, куда не бьет струя основного потока и где скапливаются тонкие фракции сносимых течением грунтов и детрит. Площадь таких зарослей (до 5—150 м^2) зависит от размеров биотопа, но обычно они тянутся вдоль берега, занимая полосу шириной 1.2—2.5 м — от

уреза воды до глубины 1.5—2.5 м. В струе речного потока на песчано-глинистых, с галькой и редкими валунами грунтах отмечены отдельные укоренившиеся растения и куртины *Equsetum palustre, Sparganium angustifolium, Potamogeton pectinatus, Hippuris vulgaris, Elodea canadensis* и *Batrachium eradicatum*. Аналогичные этим зарослям группировки водной растительности, но с участием еще *Nuphar lutea, Potamogeton praelongus, P. gramineus, Callitriche hermaphroditica* занимают прибрежные мелководья вдоль задернованных берегов на относительно прямых участках русел.

Редкий для долин таких рек тип зарастания русел гидрофитами обнаружен на р. Иксе, в 2—2.5 км выше моста (дорога на Североонежский бокситовый рудник). На значительных по протяженности (до 0.5—1.5 км) участках прямых русел с плотными глинисто-галечниковыми грунтами (глубина 1.8—4.3 м) в прибрежье развиваются фрагментарно-ленточные заросли, в них доминируют *Sparganium erectum, S. simplex, Potamogeton gramineus, Alisma plantago-aquatica, Sagittaria sagittifolia, Ranunculus reptans* и *Nuphar lutea*; менее многочисленны *Potamogeton alpinus, P. perfoliatus, P. praelongus, Butomus umbellatus, Polygonum amphibium, Callitriche hermaphroditica*. Эти заросли занимают 0.1—0.5-метровую полосу выше уреза воды на обсохшем грунте и идут к центральной части русла до глубины 1.8—2.0 м; их ширина 0.5—2.5 м. В центральной части русла на глубинах до 4—4.5 м доминируют *Nuphar lutea, Potamogeton praelongus, P. gramineus, P. perfoliatus*, образующие разбросанные по дну куртины диаметром до 0.5—2.5 м; между ними развиваются редкие заросли этих же гидрофитов. Они тянутся на расстояние до 6—8 км до устья р. Лужмы, чередуясь с обычными для региона слабо выраженными зарослями макрофитов, описанными выше.

Самый редкий тип зарастания макрофитами отмечен в долине р. Емцы (0.5—0.7 км выше устья р. Шелексы, близ пос. Савинский) в обширном расширении русла (ширина русла 0.3—0.4 км, длина расширения русла 0.8—0.9 км), образованном при пересечении долиной равнинной территории. Заболоченная пойменная терраса занята осоково-разнотравно-ивняковыми зарослями. В густых околоводных зарослях доминируют *Equisetum fluviatile, Carex acuta, C. rostrata, Naumburgia thyrsiflora, Lemna minor, Menyanthes trifoliata, Hippuris vulgaris, Ranunculus lingua* (длина участка с такими зарослями 0.7—0.8 км, ширина 3—20 м). Пояс прибрежной растительности состоит из доминирующих в околоводных зарослях видов цветковых и харовых водорослей; менее многочисленны *Sparganium erectum, S. minimum, S. simplex, Potamogeton pectinatus, Batrachium eradicatum, Rorippa amphibia*. Ширина пояса — до 70—100 м, глубина произрастания ассоциаций — до 1.2—2.0 м. Заросли распространены вдоль обоих берегов русла в пределах всего его расширения, причем характерно чередование островных зарослей с преобладанием гигрофитов и участков произрастания преимущественно гидро- и гидатофитов. Внешний пояс гидрофитов образован *Equisetum fluviatile, Potamogeton pectinatus, Batrachium eradicatum* и харовыми водорослями (ширина полосы 5—50 м, глубина произрастания 0.8—2.7 м); он оконтуривает прибрежные заросли и простирается до центральной части русла. Два последних пояса макрофитов развиваются на песчано-глинистых, с галькой, заиленных грунтах с обилием растительных остатков.

Относительная молодость долин обследованных участков небольших рек — одна из причин малой выработанности пойм и небольшого разнообразия пойменных местообитаний гидрофильных растений. Поэтому разнообразие биотопов здесь крайне невелико. Однако в них обнаружены различные по составу и характеру заросли.

Из-за активных карстовых процессов в поймах преобладают незаболоченные участки и очень редки группировки из амфибиотических растений, характерных для кислых таежных вод. Эти группировки были найдены только в двух

озерах в пойме р. Иксы, на левом берегу ниже устья ее притока — р. Лужмы. Здесь акватория занята *Nuphar lutea* и *Nymphaea candida*; из донных плавающих гидрофитов отмечены *Utricularia intermedia*, *U. vulgaris*, *Potamogeton berchtoldii, Callitriche hermaphroditica, Lemna trisulca*, а из поверхностно плавающих гидрофитов — *L. minor*. В прибрежье таких озер обычны *Caltha palustris*, *Carex acuta*, *C. rostrata* и *Equisetum palustre*. Настоящие группировки водно-болотной растительности обнаружены лишь в долине р. Емцы среди заболоченных пойменных ивняково-березово-разнотравных ассоциаций. В мочажинах с водой, соединенных с рекой протоками и ручьями, обнаружены заросли *Calla palustris, Menyanthes trifoliata, Lemna trisulca, Utricularia vulgaris* и мхи *Scorpidium scorpioides, Calliergon giganteum*.

В пойменных биотопах региона преобладают группировки, в состав которых входят характерные для нейтральных и щелочных вод виды мхов. В озерах с обилием выходов подземных источников (на дне и среди известняковых толщ по берегам) и с низкой температурой воды обнаружены два типа зарослей. В одном из них (в пойме р. Емцы) заросли из мхов сплошь покрывают камни у уреза воды, на прибрежных мелководьях, отдельные валуны в воде (*Cratoneuron commutatum, C. commutatum falcatum, C. filicinum, Fontinalis antipyretica*), песчаное дно с галькой и валунами, коряги и затонувшую древесину (*F. antipyretica*), а в другом (в пойме р. Шелексы, у устья), кроме мхов (*F. antipyretica*), встречаются куртины и небольшие разрастания *Elodea canadensis*, *Sparganium angustifolium, Potamogeton pectinatus, Veronica beccabunga, Batrachium trichophyllum* и др. В пойменных озерах с сильно минерализованными водами (в долине р. Шелексы, в 1.5—2 км выше устья) формируются мощные заросли из харовых водорослей (табл. 2) и нескольких цветковых растений (доминируют *Elodea canadensis, Myriophyllum spicatum, Carex acuta, C. rostrata, Equisetum palustre, Potamogeton pectinatus, P. alpinus, Sparganium angustifolium*; редко встречаются *Batrachium trichophyllum, Alopecurus aequalis, Callitriche hermaphroditica, C. verna, Lemna minor*). Они образуют прибрежный пояс из гигро-, гидро- и гидатофитов (ширина 2.5—60.0 м, глубина 0.8—1.6 м; песчано-глинистые, с галькой грунты) и мощные разрастания преимущественно из гидрофитов на дне, занимающие до 85% площади дна в центральной части водоемов.

Иной характер зарослей отмечен в старицах малых рек близ устьев притоков с обильными сносами растительных остатков, песчано-глинистых и илистых взвесей и поваленной древесины. Здесь обычны *Sparganium angustifolium, Myriophyllum spicatum, Elodea canadensis, Potamogeton pectinatus, P. perfoliatus, P. praelongus, P. alpinus, Lemna trisulca, Alisma plantago-aquatica*, мхи *Fontinalis antipyretica, Drepanocladus exannulatus, Scorpidium scorpioides*, харовые водоросли (в пойме р. Емцы; табл. 2). Эти растения не образуют различающихся поясов растительности, а сплошь покрывают либо все дно, либо бо́льшую его часть.

Таким образом, своеобразие флоры и биотопического распределения, типы зарослей гидрофитов в долинах рек карстовой области Онего-Двинского водораздела зависят от нескольких экологических факторов — поступления холодных минерализованных вод подземных источников, горного и полугорного характера потоков, молодости долин и малой выработанности пойм, повсеместного распространения древних известняков, лишь слегка покрытых сверху четвертичными отложениями. Видимо, поэтому в руслах и пойменных водоемах широко распространены кальцефильные виды гидрофитов (харовые водоросли, мхи родов *Cratoneurum, Leptodictyum, Rhynchostegium*), мхи, обычные в горных и им подобных потоках и в воде на скалах (*Brachythecium rivulare, Fontinalis antipyretica, Philonotis fontana, Hygrohypnum ochraceum* и некоторые другие), крайне ограничены площади водно-болотных группировок и преобладают характерные для щелочных и нейтральных вод ассоциации из рдестов, роголистника, вероники, шелковников, частухи и других гидрофитов, в

большинстве биотопов отсутствуют настоящие заросли макрофитов и редки пойменные группировки гигрофильных растений. Обследованный регион представляет большой интерес для познания флоры гидрофильной растительности таежной зоны европейской России: сформировавшиеся здесь группировки резко отличаются от доминирующих в целом в этой природной зоне ассоциаций водных и околоводных растений с преобладанием водно-болотных и оксифильных видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.—Л., 1961. 711 с.

Вехов Н. В. Гидро- и гидатофиты водоемов и водотоков бассейна реки Елец (западный макросклон Полярного Урала) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1544—1552.

Вехов Н. В. Расширение ареалов водных сосудистых растений в связи с антропогенным воздействием в таежной зоне Архангельской области (Россия) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 5. С. 70—79.

Гвоздецкий Н. А. Карст. Вопросы общего и регионального карстоведения. М., 1954. 351 с.

Голлербах М. М., Красавина Л. К. Харовые водоросли — *Charophita*. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 14. Л., 1983. 190 с.

Соболев Н. Н. О карстовых явлениях Онежско-Двинского водораздела // Изв. Русск. геогр. о-ва. 1899. Т. 35. Вып. 5. С. 482—502.

Соколова Л. А. Материалы к геоботаническому районированию Онего-Северодвинского водораздела и Онежского п-ова // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1937. Т. 2. С. 7—80.

Филенко Р. А. Гидрологическое районирование севера европейской части СССР (Архангельской области и Коми АССР). Л., 1974. 223 с.

Флора северо-востока европейской части СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Л., 1974—1977. Т. 1—4.

Флора и фауна водоемов европейского севера. На примере озер Большеземельской тундры. Л., 1978. 192 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Институт охраны природы и заповедного дела
Москва

Получено 7 XII 1993

SUMMARY

The flora and vegetation of taiga zone rivers with mountain and semi-mountain types of river-beds (Arkhangelsk Region, the Onega river basin and the Onega-Dvina watershed) have been studied. It has been supported that waterflora and vegetation in this territory were formed in relation to specificity (post glacial, with ridge-hilled and domination of power lays if limestones, covered from above of small lay of Quaternary sediments), presence of karst and mineral waters. Calciphilous species of hydrophilous plants (mainly *Charophyta* such as *Nitella flexilis*, *Chara glacilis* etc., some species of mosses from genera *Cratoneurum* and *Drepanocladus*), mosses which are common in mountain streams and rocks, in water (*Brachythecium rivulare, Fontinalis antipyretica*, *Philonotis fontana*, *Hygrohypnum ochraceum* and some others) are wide-spread. The associations characteristic of alkaline and neutral waters with *Potamogeton*, *Ceratophyllum*, *Veronica*, *Batrachium*, *Alisma* and other hydrophytes are dominated. Investigated area is very interesting for studies of flora of hygrophilous plants in taiga zone of European Russia because of the specificity of associations of water and amphibian plants in which bog and oxiphilous plants dominate. These associations are not typical for taiga zone; their specifity is connected with the influence of natural factors of this region but not with the antropogenous pressure. These associations of hydrophilous plants should be included in the category of rare vegetation.

УДК 581.9(574.4) © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 9

С. С. Новикова, О. В. Смелов

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ МЕЛКОСОПОЧНИКОВ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО ПРИБАЛХАШЬЯ И АЛАКОЛЬСКОЙ ВПАДИНЫ

S. S. NOVIKOVA, O. V. SMELOV. THE COMPARATIVE DESCRIPTION OF THE VEGETATION OF LOW HILLS OF NORTH-EASTERN AREA CONTIGUOUS WITH BALKHASH LAKE AND ALAKOL HOLLOW

Приведена краткая характеристика растительности мелкосопочников Северо-Восточного Прибалхашья и Алакольской впадины. Рассмотрены различия в растительном покрове в связи с подзональным и провинциальным положением массива.

Район исследования является частью Балхаш-Алакольской озерной депрессии, с трех сторон (с севера, востока и юга) ограниченной горными массивами — Джунгарским Алатау, Тарбагатаем, Барлыком, и расположен в пустынной зоне. По своим природным условиям эта территория неоднородна. В различных ее частях вследствие значительной протяженности с севера на юг (190 км) и с запада на восток (400 км) существенно изменяются климатические показатели (сумма температур подстилающей поверхности и воздуха за период с температурой выше 10 °С, годовое количество осадков, радиационный индекс сухости), что обусловливает смену подзональных категорий (климатипов) пустынной растительности. На данной территории выявлены три климатипа — остепненные (полукустарничковые с участием степных и пустынно-степных злаков), настоящие (полукустарничковые и кустарниковые) и предгорные (эфемероидно-злаково-полукустарничковые) пустыни (Новикова, 1989; Рачковская и др., 1989) (рис. 1). Установлено, что основными диагностическими признаками при смене подзональных категорий растительности являются структура сообществ, под которой мы понимаем их ярусное и синузиальное строение, набор доминантов, соотношение жизненных форм и экологических групп видов. Здесь проходит рубеж между двумя ботанико-географическими типами пустынь — северотуранским и джунгарским (Лавренко, 1965; Новикова, 1990). Важнейшими показателями, определяющими принадлежность территории к той или иной ботанико-географической провинции, являются доминантно-содоминантный состав сообществ, а также присутствие видов-индикаторов (дифференциальных видов).

На территории Балхаш-Алакольской впадины большие площади занимают мелкосопочники и низкогорья. Основная их часть расположена в Северо-Восточном Прибалхашье. Сравнительная характеристика мелкосопочников и низкогорий дана нами по материалам полевых исследований, проведенных в данном регионе в 1982, 1986—1989 гг. методом визуального геоботанического профилирования.

Проследим за различиями в растительности мелкосопочников этого региона, находящихся в различных климатипах и ботанико-географических провинциях, на конкретных примерах (см. таблицу).

Мелкосопочник Чубартау и горы Тюлькули расположены на территории Северного Прибалхашья в подзоне остепненных пустынь. Горы Тюлькули имеют наибольшую абсолютную высоту — 846 м. Пьедесталы находятся на высоте 600 м. Растительность массива характеризуется сложной структурой, в которой проявляются четкие экспозиционные различия северного и южного макросклонов. Она представлена прутняково-ковыльково-полынными (*Artemisia sublessingiana, A. semiarida, Stipa orientalis, Kochia prostrata*) сообществами на северных склонах и боялычево-ковыльно-полынными (*Artemisia heptapotamica, A. sublessingiana, A. semiarida, Stipa orientalis, S. richterana, Salsola arbusculiformis*) — на южных. Среди петрофилов необходимо отметить *Artemisia frigida, A. glabella, Stipa orientalis, Galitzkya spathulata, Allium galanthum*.

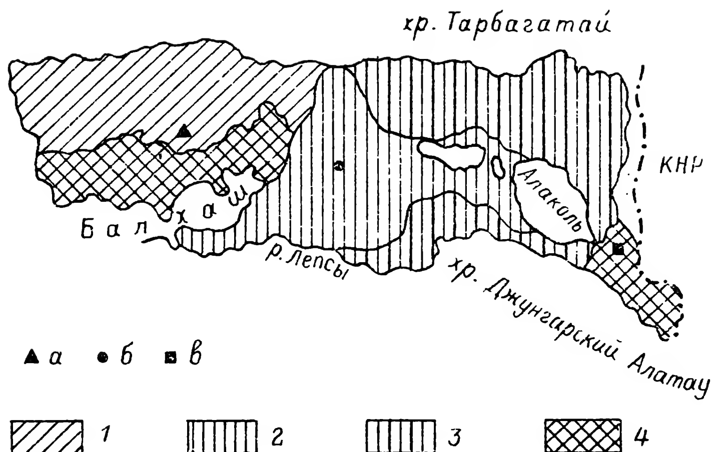


Рис. 1. Типы пустынь Северо-Восточного Прибалхашья и Алакольской впадины.

Пустыни: *1* — остепненные полукустарничковые и кустарниковые с участием степных и пустынно-степных злаков; *2* — предгорные злаково-полукустарничковые с участием эфемероидов; *3* — предгорные эфемероидно-злаково-полукустарничковые; *4* — настоящие полукустарничковые и кустарниковые. Мелкосопочники: *а* — Чубартау, *б* — Арганаты, *в* — Кату.

Более подробно охарактеризуем растительность мелкосопочников подзоны остепненных пустынь на примере гор Чубартау, расположенных в полосе контакта остепненных и настоящих пустынь. Мелкосопочник Чубартау вытянут в широтном направлении и имеет однообразный грядовый рельеф. Наибольшая абсолютная высота 615 м, относительные превышения над окружающими равнинами составляют 150 м. Массив сложен осадочными породами — песчаниками и алевролитами, образующими при разрушении элювий основного состава. Профиль, характеризующий растительность гор Чубартау, заложен через самую высокую точку массива в направлении с севера на юг (рис. 2).

На нижних щебнистых пологих склонах северной экспозиции, переходящих в пологоувалистую межсопочную равнину, распространены прутняково-боялычево-ковыльно-полынные (*Artemisia heptapotamica, A. semiarida, Stipa sareptana, Salsola arbusculiformis, Kochia prostrata*) сообщества с участием *Ferula dissecta* (*I*).[1] Понижения на северных склонах заняты ковыльно-семиреченско-полынными (*Artemisia heptapotamica, Stipa richterana, S. orientalis, S. sareptana, S. macroglossa*) сообществами (*II*). К понижениям между увалами приурочены ковыльно-боялычево-полынные (*Artemisia heptapotamica, A. semiarida, Stipa richterana, S. sareptana, S. caucasica, Salsola arbusculiformis*) сообщества (*III*). На взлобках с выходами кварцевых пород обычны прутняково-ежовниково-семиреченскополынные (*Artemisia heptapotamica, Anabasis truncata, Kochia prostrata*) сообщества (*IV*). На северных щебнистых склонах в верхней (предвершинной) части распространены прутняково-ковыльно-семиреченскополынные (*Artemisia heptapotamica, S. orientalis, S. sareptana, S. richterana, S. macroglossa, Salsola arbusculiformis*) сообщества с участием *Rheum nanum* (*V*). Щебнисто-каменистые участки отличаются появлением в составе сообществ *Rheum nanum* (*VI*). На вершинах, где обычны обнажения эффузивов, поселяются петрофилы: *Ephedra distachya, Stipa orientalis, Limonium chrysocomum, Allium galanthum, Anabasis truncata* (*VII*). На щебнисто-каменистых склонах южной экспозиции в растительном покрове преобладают ковыльно-луково-семиреченскополынные (*Artemisia heptapotamica, Allium galanthum, Stipa orientalis, S. richterana*) сообщества (*VIII*). Небольшие

[1] Римские цифры (*I*)—(*VIII*) соответствуют приведенным на рис. 2.

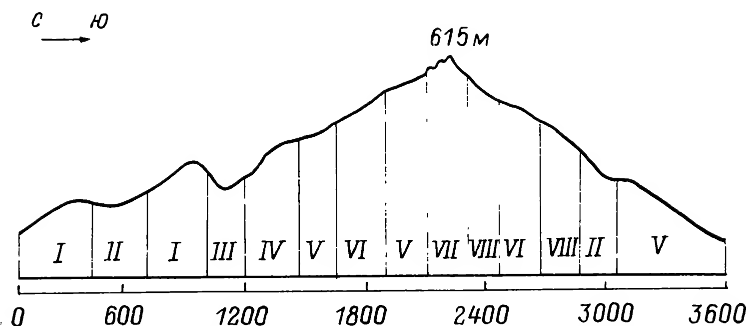


Рис. 2. Геоботанический профиль через горы Чубартау.
Объяснения в тексте.

лога в данном типе рельефа заняты злаково-разнотравно-кустарниковыми зарослями (*Spiraea hypericifolia, Caragana balchaschensis, Athraphaxis spinosa, Artemisia sublessingiana, Stipa kirghisorum, S. macroglossa, Poa bulbosa, Megacarpaea megalocarpa, Rheum tataricum, Ferula teterrima*).

Состав доминантов и дифференциальных видов в сообществах мелкосопочников Балхаш-Алакольской впадины

Северотуранские пустыни		Джунгарские пустыни
остепненные (горы Чубартау)	предгорные (горы Арганаты)	настоящие (горы Кату)
	Полыни	
Artemisia semiarida *A. heptapotamica* *A. sublessingiana*	*Artemisia heptapotamica* *A. terrae-albae* *A. sublessingiana*	*Artemisia terrae-albae* *A. gracilescens*
	Ковыли	
Stipa orientalis *S. macroglossa* *S. caucasica* *S. richterana* *S. sareptana* *S. kirghisorum*	*Stipa sareptana* *S. orientalis* *S. richterana* *S. caucasica*	*Stipa orientalis*
	Многолетние солянки	
Salsola arbusculiformis	*Salsola arbusculiformis*	*Salsola arbusculiformis* *S. laricifolia* *Nanophyton erinaceum*
	Петрофилы	
Limonium chrysocomum *Galytzkia spathulata* *Artemisia frigida* *A. glabella*	*Artemisia juncea* *Pterygosthemon spathulatus*	*Kaschgaria komarovii* *Artemisia rutifolia* *Krylovia limoniifolia* *Convolvulus tragacanthoides* *Rheum nanum*
	Кустарники	
Spiraea hypericifolia *Caragana balchaschense* *Atraphaxis spinosa*	*Spiraea hypericifolia* *Cerasus tianschanica* *Atraphaxis laetevirens* *Atraphaxis virgata* *A. frutescens*	*Caragana leucophlaea* *Ephedra przewalskii* *Atraphaxis compacta*

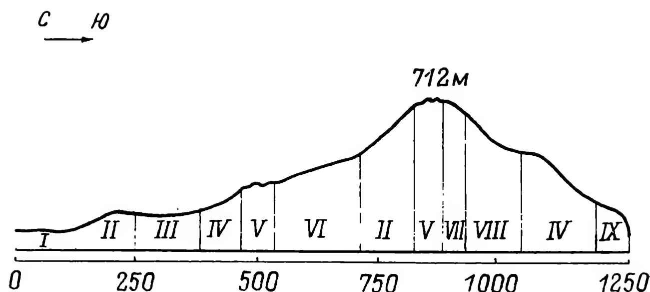


Рис. 3. Геоботанический профиль через горы Кату. Объяснения в тексте.

Таким образом, растительность гор Чубартау представлена в основном прутняково-ковыльно-семиреченскополынными и ковыльно-боялычево-полынными с участием изеня сообществами как на южных, так и на северных склонах.

Отметим основные характерные черты растительности мелкосопочников в остепненных пустынях. В составе сообществ главную фитоценотическую роль играют ковыли и полыни, содоминирует боялыч. Из числа полыней основными соэдификаторами являются *Artemisia heptapotamica, A. semiarida, A. sublessingiana*. Обращают на себя внимание обилие и видовое разнообразие ковылей: *Stipa macroglossa, S. caucasica, S. richterana, S. sareptana, S. orientalis, S. kirghisorum*. Наряду с перечисленными доминантами и содоминантами в состав сообществ входят следующие виды разнотравья: *Rheum nanum, Megacarpaea megalocarpa, Ferula teterrima, F. dissecta, F. ferulaeoides*, а также некоторые эфемеры: *Epilasia hemilasia, Rochelia leiocarpa, Plantago minuta* и др. Разнообразен набор петрофитных сообществ на вершинах сопок, осыпях и выходах пород. В их числе следует назвать луковые (*Allium galanthum*), эфедровые (*Ephedra distachya*), терескеновые (*Ceratoides papposa*), ежовниковые (*Anabasis truncata*).

Растительность мелкосопочников Северного и Восточного Прибалхашья включает в себя и пустыни северотуранского ботанико-географического типа.

Согласно ботанико-географическому разделению пустынь Казахстана и Средней Азии (Рачковская и др., 1989), мелкосопочники Чубартау, Арганаты и др. расположены в пределах Восточно-Северотуранской подпровинции (Новикова, 1990) Северотуранской провинции. Характерной особенностью подпровинции является распространение в мелкосопочниках Северного Прибалхашья сообществ с участием *Rheum nanum*. Кроме того, необходимо отметить большую фитоценотическую роль *Stipa orientalis* в серийных сообществах мелкосопочников этого региона. На мелкоземисто-щебнистых почвах подпровинции широко распространены боялычники с участием *Artemisia heptapotamica* и *Ferula teterrima*. В пределах остепненных пустынь (горы Тюлькули и Чубартау) основными доминантами в сообществах являются: среди полыней — *Artemisia semiarida* (северотуранский тип ареала), *A. heptapotamica* (восточно-северотуранский), среди солянок — *Salsola arbusculiformis* (северотуранский). Из ковылей преобладают *Stipa orientalis* (восточноказахстанско-джунгарский), *S.sareptana* (казахстанский), *S. caucasica* (восточносредиземный), *S. kirghisorum* (казахстанско-среднеазиатский). Среди петрофилов широко распространены *Anabasis truncata* (турано-джунгарский), *Allium galanthum* (центрально-восточноказахстанско-джунгарский), *Ephedra intermedia* (южносредиземный), *Limonium chrysocomum* (казахстанско-туранский), *Galytzkia spathulata* (казахстанский), *Artemisia glabella* (центральноказахстанско-алтайский), *A. frigida* (казахстанско-сибирско-монгольский). Кустарниковые заросли логов образованы *Spiraea hypericifolia* (причерноморско-казахстанский тип ареала), *Caragana balchaschensis* (центральноказахстанско-севе-

ротуранский), *Atraphaxis spinosa* (центральносредиземный), *A. frutescens* (восточносредиземный).

Низкогорья Арганаты, Кызкач, Аркарлы расположены в Восточном Прибалхашье между озерами Балхаш и Сасыкколь в подзоне предгорных инверсионных пустынь. Рассмотрим растительность мелкосопочников этой подзоны на примере гор Арганаты. По геоморфологическим особенностям этот массив относится к типу высоких мелкосопочников и имеет грядовый рельеф. Относительные превышения над окружающими равнинами составляют 312 м. Наивысшая точка имеет отметку 712 м над ур. м. Массив вытянут в широтном направлении, сложен эффузивами основного состава (андезито-базальты) и осадочными породами (алевролиты, песчаники, кремнистые породы).

Растительность массива на северных щебнисто-каменистых склонах характеризуется серией злаково-луково-полынно-боялычевых (*Salsola arbusculiformis, Artemisia juncea, A. heptapotamica, A. terrae-albae, Allium galanthum, Stipa sareptana, S. richterana, S. orientalis*) сообществ с участием эфемероидов (*Poa bulbosa, Cotobrosella humilis*). Южные пологие склоны заняты злаково-боялычево-полынной (*Artemisia juncea, A. heptapotamica, Salsola arbusculiformis, Stipa sareptana, S. orientalis, Poa bulbosa, Catabrosella humilis*) серией сообществ. Наиболее распространенные петрофилы представлены такими видами, как *Allium galanthum, Artemisia juncea, Stipa orientalis, Ephedra intermedia, Silene suffrutescens*. Из редких петрофилов необходимо упомянуть *Pterygosthemon spathulata*. Этот узкоэндемичный вид в систематическом отношении является близким к виду *Galytzkia spathulata*, распространенному в качестве петрофила в мелкосопочниках Северного Прибалхашья. В логах встречаются кустарники *Spiraea hypericifolia, Atraphaxis virgata, A. laetevirens, Cerasus tianschanica*.

Горы Арганаты расположены в инверсионной полосе предгорных злаково-полынных пустынь с участием эфемероидов, связанной с влиянием хр. Тарбагатай на севере и Джунгарского Алатау на юго-востоке региона.

Кроме того, низкогорья задерживают северо-восточный перенос осадков (Трифонова, 1965), в результате на их склонах создаются более благоприятные условия для существования растительности. Это приводит к изменениям в структуре сообществ: в их составе появляются эфемероиды.

Таким образом, сообщества предгорных пустынь отличаются развитием синузии эфемероидов, в данном случае *Poa bulbosa* и *Catabrosella humilis*. Среди полыней доминируют *Artemisia heptapotamica, A. sublessingiana*. Очень характерны петрофитные сообщества с участием *Artemisia juncea*. Из ковылей наиболее часто встречаются *Stipa sareptana, S. orientalis, S. richterana*, значительно реже — *Stipa caucasica, S. macroglossa, S. kirghisorum*. Последний вид характерен для злаково-разнотравных сообществ логов и межгрядовых понижений.

Растительность мелкосопочников Восточного Прибалхашья несколько отличается от растительности мелкосопочников Северного Прибалхашья по флористическому составу. Наряду с видами, имеющими туранский тип ареала в широком смысле (*Artemisia heptapotamica, Stipa sareptana, Salsola arbusculiformis*), здесь встречаются виды с турано-джунгарским типом ареала. Среди них немаловажную фитоценотическую роль играют *Artemisia sublessingiana, A. terrae-albae, Stipa richterana, Nanophyton erinaceum*. Среди петрофилов широко распространены *Allium galanthum, Anabasis truncata, Ephedra intermedia, E. distachya*. Однако и здесь появляются виды с иным типом ареала, чем в Северном Прибалхашье: *Artemisia juncea, Pterygosthemon spathulata, Silene suffrutescens, Dianthus tetralepis*. Кустарниковые заросли представлены видами *Spiraea hypericifolia* (причерноморско-казахстанский тип ареала), *Cerasus tianschanica* (восточноказахстанско-тяньшанский), *Atraphaxis laetevirens* (восточнотуранско-джунгарский), *A. virgata* (турано-джунгаро-западногобийский).

Таким образом, различие мелкосопочников Северного и Восточного Прибалхашья по флористическому составу состоит в следующем. В мелкосо-

почниках Северного Прибалхашья доминируют сообщества, образованные видами со средиземным и казахстанско-туранским типами ареалов; виды с турано-джунгарским типом ареала здесь редки. В сложении сообществ мелкосопочников Восточного Прибалхашья в равной степени участвуют виды с казахстанско-туранским и с турано-джунгарским типами ареала.

Примером мелкосопочников подзоны настоящих пустынь могут служить горы Кату, расположенные в северо-восточной части Балхаш-Алакольской впадины между озерами Алаколь и Джаланаш. Мелкосопочник имеет грядовый рельеф и по своим геоморфологическим особенностям отнесен к типу высоких мелкосопочников. Наивысшая точка массива имеет абсолютную высоту 913 м. Пьедесталы расположены на высоте 600 м. Мелкосопочник сложен песчаниками, алевролитами, кремнистыми сланцами.

Растительность гор Кату весьма наглядно характеризуется профилем, заложенным в направлении с севера на юг в районе высоты с отметкой 712 м над ур. м. (рис. 3). Нижние части склона северной экспозиции заняты ковыльно-полынными сообществами с участием *Artemisia terrae-albae* и *Stipa orientalis* (*I*).[2] Очень характерно присутствие в составе сообществ эфемеров: *Androsace maxima, Alyssum turkestanicum, Chorispora sibirica* и др. На средних частях склонов распространены тасбиюргуново-боялычево-полынные (*Artemisia terrae-albae, Salsola arbusculiformis, Nanophyton erinaceum*) с ковылем восточным (*II*) и тасбиюргуново-ковыльно-боялычевые (*Salsola arbusculiformis, Stipa orientalis, Nanophyton erinaceum*) с полынью (*Artemisia terrae-albae*) сообщества (*III*). По мере увеличения каменистости субстрата роль тасбиюргуна в сообществах усиливается. Так, на щебнисто-каменистых участках северного склона встречаются тасбиюргуново-боялычевые (*Salsola arbusculiformis, Nanophyton erinaceum*) сообщества (*IV*) с участием *Artemisia terrae-albae* и *Stipa orientalis*. Для скалистых участков склонов характерна кустарничковая растительность, где доминируют *Atraphaxis compacta, Salsola laricifolia, Ceratoides papposa, Caragana leucophloea, Ephedra intermedia, E. distachya* (*VI*). Скалисто-каменистые вершины заняты тасбиюргуново-эфедровыми (*Ephedra distachya, E. intermedia, Salsola laricifolia, Nanophyton erinaceum*) (*V*) и эфедрово-боялычевыми (*Salsola arbusculiformis, S. laricifolia, Ephedra intermedia, E. distachya*) пустынями (*VIII*). Наиболее распространенными петрофилами являются *Artemisia ruthifolia, Salsola laricifolia, Anabasis truncata, Stipa orientalis, Kaschgaria komarovii, Caragana leucophloea, Krylovia limoniifolia, Convolvulus tragacanthoides*. Скалисто-каменистые участки верхней части склона южной экспозиции характеризуются тасбиюргуново-боялычевой (*Salsola arbusculiformis, S. laricifolia, Nanophyton erinaceum*) растительностью с участием галофильного вида *Iljinia regelii* (*VII*).

На щебнисто-каменистых склонах южной экспозиции господствуют ежовниково-боялычево-тасбиюргуновые (*Nanophyton erinaceum, Salsola arbusculiformis, Anabasis truncata*) сообщества (*IX*). К понижениям на склонах и логам, где скапливаются весенние осадки, приурочены ковыльно-мятликово-сублессингиановополынные сообщества. Из злаков наиболее активную роль в их составе играет *Stipa kirghisorum*. Из кустарников в логах чаще всего можно встретить *Caragana leucophloea, Atraphaxis compacta*.

Таким образом, на склонах мелкосопочника Кату преобладают тасбиюргуново-боялычево-белоземельнополынные сообщества. В составе сообществ практически отсутствуют злаки, за исключением *Stipa orientalis*, распространенного здесь в качестве петрофила. Значительно активизируются пустынные полукустарнички *Artemisia terrae-albae, Salsola arbusculiformis, S. laricifolia* и *Nanophyton erinaceum*. Им принадлежит доминирующая роль в сообществах.

---

[2] Римские цифры (*I*)—(*IX*) соответствуют приведенным на рис. 3.

Растительность территории, на которой расположены горы Кату, относится к джунгарскому ботанико-географическому типу пустынь и входит в состав Джунгарской провинции. Джунгарские пустыни по природным условиям, флоре и растительности носят переходный характер между гобийскими и северотуранскими пустынями (Волкова, Рачковская, 1980; Рачковская, 1989). Для них характерен свой, особый набор типов пустынных сообществ, что наглядно характеризуется профилем, заложенным через горы Кату. Сообщества сформированы видами различной географической ориентации (Рачковская и др., 1986), например *Iljinia regelii* (джунгаро-западногобийский вид), *Nanophyton erinaceum* (турано-джунгарский), *Artemisia gracilescens* (центральноказахстанско-джунгарский), *Rheum nanum* (восточнотуранско-джунгаро-гобийский) и т. д.

Мелкосопочник Кату по структуре и флористическому составу сообществ резко отличается от всех других мелкосопочников. Ядро фитоценозов составляют виды с турано-джунгарским типом ареала. Среди них *Artemisia terrae-albae, A. gracilescens, Nanophyton erinaceum*. Однако необходимо отметить, что заметную фитоценотическую роль в сообществах играют виды с джунгаро-гобийским типом ареала. Это такие петрофилы, как *Salsola laricifolia, Kaschgaria komarovii, Hedysarum iliense, Krylovia limoniifolia, Convolvulus tragacanthoides, Allium setifolium*. Из кустарников здесь встречаются *Atraphaxis compacta* (турано-джунгарский вид), *Caragana leucophloea* (восточноказахстанско-монголо-гобийский), *Ephedra przewalskii* (джунгаро-гобийский).

Таким образом, мелкосопочники существенно различаются по растительному покрову. Это обусловлено различиями в типе рельефа, относительных повышениях, петрографическом составе пород. Особое значение имеет подзональное (климатип) и провинциальное положение массива. Влияние климатипа сказывается на структуре растительных сообществ, провинциальное положение отражается на флористическом составе фитоценозов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Волкова Е. А., Рачковская Е. И. Карта растительности Джунгарской Гоби // Геоботаническое картографирование 1980. Л., 1980. С. 24—39.

Лавренко Е. М. Провинциальное разделение Центральноазиатской и Ирано-Туранской подобластей Афро-Азиатской пустынной области // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 1. С. 3—15.

Новикова С. С. Закономерности пространственного распределения растительности Северо-Восточного Прибалхашья и Алакольской впадины // Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1989. № 3. С. 20—25.

Новикова С. С. Ботанико-географические закономерности распределения растительности Северо-Восточного Прибалхашья и Алакольской впадины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1990. 24 с.

Рачковская Е. И. Растительность Гобийских пустынь МНР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент, 1989. 41 с.

Рачковская Е. И., Новикова С. С., Тасекеев М. С. О распространении джунгарского типа пустынь на территории Казахстана // Экологические проблемы освоения пустынь и охрана природы. V Всесоюз. науч. конф. Тез. докл. Ашхабад, 1986. С. 41—43.

Рачковская Е. И., Сафронова И. Н., Храмцов В. Н. и др. Проект легенды мелкомасштабной карты растительности пустынь Казахстана и Средней Азии // Геоботаническое картографирование 1989. Л., 1989. С. 3—39.

Трифонова Т. М. Климатическая характеристика Алакольской впадины // Алакольская впадина и ее озера. Алма-Ата, 1965. С. 39—51.

Эколого-туристическая станция
Коломна
Институт ботаники НАН Казахстана
Алматы

Получено 22 II 1994

SUMMARY

The brief description of the vegetation of low hills in North-Eastern area contiguous with Balkhash lake and Alakol hollow is given. The differences in the plant cover relative to its subzonal and provincial position are considered.

УДК 581.527.5 (571.1) : 582.475

О. В. Хитун

СЕВЕРНАЯ ГРАНИЦА РАСПРОСТРАНЕНИЯ *LARIX SIBIRICA* (*PINACEAE*) НА ТАЗОВСКОМ ПОЛУОСТРОВЕ (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ)

O. V. KHITUN. THE NORTHERN LIMIT OF *LARIX SIBIRICA* (*PINACEAE*) IN THE TAZOV PENINSULA (WEST SIBERIA)

Описано самое северное в Западной Сибири местонахождение *Larix sibirica* (68° 15′ с. ш., 76° 25′ в. д.). Лиственница представлена самоподдерживающейся популяцией из нерегулярно плодоносящих зрелых деревьев и подроста. Приведены характеристики сообществ, в которых росли лиственницы, и таксационные характеристики деревьев. Тенденция к исчезновению лиственницы в Западносибирской Арктике связана с антропогенным воздействием.

Из данных спорово-пыльцевого анализа следует, что в плейстоцен—голоценовое время древесная растительность в Западносибирском секторе Арктики периодически распространялась на 200—250 км к северу от современной границы. Основными древесными породами были ель и береза, а в период последнего термического оптимума — еще и лиственница (Голубева, 1960; Левина, 1961; Левковская, 1966). Начиная с суббореального периода наметилась тенденция к похолоданию климата, что сопровождалось смещением границы леса к югу, к ее современному положению.

В настоящее время в Западной Сибири северная граница леса образована лиственницей (*Larix sibirica* L.), ель и береза не заходят в тундровую зону. При изучении флоры Тазовского п-ова в 1986 г. нами была уточнена северная граница лиственницы в этом районе. Небольшие островки самых северных лиственничных редин и одиночные деревья обнаружены в северной части Тазовского п-ова, в нижнем течении р. Пойловаяха, близ места впадения в нее р. Нгарка-Харвутта (68° 15′ с. ш., 76° 25′ в. д.).

Лиственница приурочена к пойменной террасе преимущественно левого берега реки. Деревья растут на небольших возвышениях-гривках, идущих параллельно берегу р. Нгарка-Харвутта, среди ерниково-мохово-лишайниковой, слегка бугорковатой тундры (*Betula nana* — 30—40%, *Ledum decumbens* — 5—10, *Empetrum subholarcticum* — 20—25, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus* — 30, *Calamagrostis neglecta* — 10, *Arctagrostis latifolia* — 5, *Cetraria cucullata* — 10, *Cladina arbuscula* — 20, *C. rangiferina* — 25, *Aulacomnium turgidum* — 30, *Dicranum angustum* — 30, *Hylocomium splendens* — 10%, общее проективное покрытие 100%; мохово-лишайниковая дернина очень мощная, 8—10 см высотой). Высота деревьев на этой гривке 3—5 (6) м, сомкнутость менее 0.1. Состояние лиственниц угнетенное, многие кроны имеют флаговую форму, верхушки загнуты в юго-западном направлении; часто от одного корня идут 2—3 (4) стволика или ствол раздваивается на высоте 30—50 см, причем нередко часть из них усыхает; корневая система поверхностная, некоторые корни выступают из земли. Многие деревья образуют шишки, но нерегулярно, шишек 1986 года мы не обнаружили. О возрасте деревьев этой редины мы могли судить по косвенным данным: на участке было много пней от срубленных человеком деревьев (по этой территории проходит путь прогона оленьих стад), возраст живых деревьев мы считали приблизительно равным возрасту спилов, имеющих такой же диаметр. Возможно, данные по возрасту несколько занижены.

Возраст деревьев высотой 2.5—4 м и с диаметром у основания ствола 4—10 см мы оценили в 50—70 лет, а возраст деревьев высотой 5—6 м и с диаметром ствола у основания 15—20 см — в 150—200 лет.

Подроста или молодых всходов лиственницы на описанном участке не было. Много подроста лиственницы найдено на соседней, чуть более выпуклой песчаной гривке среди сухой разреженной злаково-шикшево-лишайниковой тундры (*Empetrum subholarcticum* — 30%, *Arctous alpina* — 10, *Betula nana* — 10, *Luzula confusa* — 5, *Hierochloë alpina* — 1, *Festuca rubra* — 2, *Dianthus repens* — 3, *Tanacetum bipinnatum* — 5, *Toffieldia coccinea* — 1, *Cetraria cucullata* — 8, *Cladina arbuscula* — 3, *C. rangiferina* — 4%, общее проективное покрытие — около 70%; лишайники — 15, небольшие песчаные пятна-раздувы — 30%). Бореальные виды здесь, как и на предыдущем участке, не отмечены. Высота подроста колебалась от 0.25 до 2.2 м, но преобладали экземпляры высотой около 1.5 м; диаметр ствола у основания — от 1.2 до 5.5 см; возраст деревьев мы оценивали соответственно в 10—40 лет. Состояние подроста хорошее. Шишек на молодых деревьях не было.

На этой же гривке росла и самая крупная из всех встреченных в районе лиственниц, одиночно стоящая, высотой около 8 м, с хорошей жизненностью, плодоносящая, с диаметром ствола у основания 25 см, ее возраст — около 250 лет, а возможно, и более. Под пологом этого дерева описана разнотравно-злаковая группировка (*Calamagrostis neglecta* — 30%, *Rubus arcticus* — 20, *Empetrum sugholarcticum* — 10, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* — 5, *V. vitis-idaea* subsp. *minus* — 5, *Artemisia tilesii* — 3, *Festuca rubra* — 10, *Equisetum arvense* — 2, *Drepanocladus uncinatus* — 10%, общее проективное покрытие — около 95%). Все растения отличались хорошей жизненностью. В этом сообществе были отмечены и 2 бореальных вида, довольно редких в районе, — *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* и *Trientalis europaea*.

На небольшом расстоянии от описанных участков на речной террасе имеются редины с относительно молодым небольшим подростом лиственницы (высота деревьев 1.5—2 м, возраст — около 40 лет) среди шикшево-лишайниковой разреженной тундры на песчаном субстрате, а в 5 км к югу обнаружен довольно большой массив зрелых лиственниц среди ерниково-мохово-лишайниковой тундры. Практически на всех участках редин мы находили значительное количество пней (многие из них довольно большого диаметра — 15—20 (26) см), причем большинство деревьев было срублено человеком, лишь единичные упали сами. Пни мы находили и севернее описанных участков, где живых деревьев уже нет.

На основании наших наблюдений можно сделать следующее заключение. Лиственница на северном пределе своего распространения — на Тазовском п-ове, несмотря на угнетенное состояние, не отступает, а имеет самоподдерживающиеся популяции с плодоносящими взрослыми деревьями и подростом. Отсутствие подроста на участке с ерниково-мохово-лишайниковой тундрой объясняется тем, что плотная моховая дернина препятствует попаданию семян в почву. Молодой подрост был обнаружен нами на песчаных кустарниковых террасах, где сплошного мохового покрова нет. Эти данные согласуются с данными наших наблюдений за ходом сукцессии на речных террасах — от разреженных хвощевых и злаковых группировок к кустарничково-злаково-разнотравным сообществам и к воронично-мохово-лишайниковым и ерниково-кустарничково-мохово-лишайниковым тундрам на заключительной стадии. Можно предположить, что около 200 лет тому назад участки, где сейчас обнаружены зрелые лиственницы, были лишены сплошного мохового покрова.

Исследования Б. Н. Норина (1958) в зоне лесотундры, на 2° южнее обнаруженных нами лиственничников, показали, что семена лиственницы в северных популяциях характеризуются низким качеством и имеют плохую всхожесть, немногочисленные всходы часто гибнут из-за бедности почвы и сухости

ее верхних горизонтов — фактора, являющегося, по нашим наблюдениям, лимитирующим и для естественного восстановления нарушенных тундровых ценозов. На северном пределе распространения лиственницы к этим факторам добавляется еще и нерегулярность плодоношения и созревания семян (семена созревают лишь в наиболее благоприятные в температурном отношении годы).

Лиственница растет в ценозах, типичных для речных террас в исследованном районе. Лишь рядом с самым старым и крупным деревом были найдены бореальные виды. Это также может свидетельствовать об относительной молодости описываемых лиственничников, поскольку в старых (400—500-летних) лиственничниках тундровые элементы почти вытеснены лесными (Тихомиров, Штепа, 1956).

Можно сделать вывод, что тенденция к исчезновению лиственницы на Тазовском п-ове (и исчезновение ее в южных тундрах п-ова Ямал) связана с антропогенным воздействием, а не с суровостью климата. Из-за чрезвычайно медленного роста и слабой способности к восстановлению северные популяции лиственницы очень уязвимы. Для сохранения этих крайних северных участков лиственничников на Тазовском п-ове необходимы полный запрет рубки деревьев и контроль за его соблюдением.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубева Л. В. Спорово-пыльцевые спектры четвертичных отложений Западной и Центральной Сибири и их стратиграфическое значение // Тр. Геол. ин-та АН СССР. 1960. Вып. 31. С. 1—116.

Левина Ф. М. Палинологическая характеристика четвертичных отложений района Обской и Тазовской губы // Тр. НИИГА. 1961. Т. 124. Вып. 2. С. 162—176.

Левковская Г. М. Особенности интерпретации палинологического анализа четвертичных отложений севера Западной Сибири // Четвертичный период Сибири. М., 1966. С. 319—324.

Норин Б. Н. К познанию семенного и вегетативного возобновления древесных пород в лесотундре // Растительность Крайнего Севера и ее освоение. М.—Л., 1958. Вып. 3. С. 154—245.

Тихомиров Б. А., Штепа В. С. К характеристике лесных форпостов в низовьях Лены // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 8. С. 1107—1122.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 11 VI 1993

SUMMARY

The northernmost locality of *Larix sibirica* in the West Siberian Arctic (68°15′N, 76° 25′E) is described. Larch has self-supporting population of irregularly fruiting mature trees and saplings. Mature trees grow on sandy river terraces among dwarfshrub-dwarfbirchmoss-lichen tundra with 100% projective cover. The age of trees varies from 65 to 200 years, height — 3—4 (6) m. Saplings were found on the same terrace but in discontinuous dwarfshrub-grass-lichen tundra with sand patches. The disappearance of larch from many sites in Tazovsky and Yamal peninsulas is connected with human activity.

УДК 581.552 : 581.526.533 (470.21) © Бот. журн., 1994 г., т. 79. № 9

С. С. Холод

СЛОЖЕНИЕ И УСЛОВИЯ ФОРМИРОВАНИЯ НЕОДНОРОДНОГО РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ГОРНЫХ ТУНДР ЛАПЛАНДСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (КОЛЬСКИЙ ПОЛУОСТРОВ)

S. S. KHOLOD. THE STRUCTURE AND PHYSIOGRAPHICAL FACTORS OF FORMATION OF HETEROGENEOUS VEGETATIONAL COVER IN THE LAPPLAND MOUNTAIN TUNDRA RESERVE (KOLA PENINSULA)

Формирование неоднородного растительного покрова горных тундр Лапландского заповедника рассмотрено с точки зрения ряда факторов палеогеографического характера: разновременности заселения освободившейся после стаивания ледникового покрова территории различными географическими группами видов, колебаний верхней границы леса в голоценовое время, интенсивных проявлений новейших тектонических движений. Установлено, что эти факторы наряду с современной топоэдафической дифференциацией горных склонов способствовали становлению некоторых особенностей современного растительного покрова, таких как его исключительная фрагментированность в верхнем подпоясе гор, сквозное проникновение ряда гипоарктических видов и образуемых ими сообществ на всю высотную амплитуду склонов, формирование сочетаний сообществ с географически разнородными элементами, наличие резких границ между отдельными сообществами и их сочетаниями во всех подпоясах горно-тундрового пояса.

Растительный покров горных тундр Лапландского заповедника характеризуется исключительной пестротой (гетерогенностью, или неоднородностью), проявляющейся на надценотическом или ландшафтном уровне. Эта гетерогенность — следствие ряда причин, среди которых следует назвать современные экологические и палеоэкологические условия гор, историю становления флоры и растительности в неоген—четвертичное время, характер фитоценотических отношений в растительном покрове. При изучении гетерогенности покрова в горных тундрах мы наталкиваемся на одну существенную трудность — отсутствие многократно повторяющихся в пространстве горных склонов сочетаний или комбинаций растительности, что резко отличает эти тундры от тундр равнинных территорий. В пределах последних практически всегда проявляется пространственный ритм чередования фитоценотических образований различных ранга и сложности — синузий, сообществ, сочетаний сообществ, а также разреженных группировок растений. Такая достаточно хорошо выраженная пространственная ритмичность в растительности равнинных тундр позволяет проводить типологию форм неоднородности растительного покрова, в основу которой закладываются экологические, динамические и морфологические критерии.

Совершенно другая картина характерна для растительности горных тундр: на склонах горных долин и платообразных вершинах, часто осложненных россыпями и развалами плитняка и глыб, трудно наметить сколько-нибудь правильный рисунок чередования разностей растительности. Горный рельеф с многочисленными проявлениями новейших тектонических движений в виде каньонов, отвесных уступов, ущелий препятствует выявлению правильной (геометрически упорядоченной) картины сложения растительного покрова на уровне его наиболее простых образований — синузий, фрагментов сообществ, сообществ. Наиболее общее впечатление от растительного покрова горных тундр: он хаотично сложен и расчленен только на крупные подразделения, соответствующие поясам — подгольцовому, горно-тундровому (гольцовому), подпоясам — нижней части горно-тундрового пояса (нижнегольцовому), собственно горно-тундровому (гольцовому) и верхнему подпоясу горно-тундрового (гольцово-тундрового, по: Юрцев, 1964) пояса; последний подпояс выделяется рядом авторов в самостоятельный пояс холодных гольцовых пустынь (Горчаковский, 1975; Куваев, 1985).

Положение пьедестала горных систем заповедника в подзоне северотаежных лесов определяет достаточно хорошо выраженную (по сравнению с горными системами, пьедестал которых располагается в тундровой зоне) дифференциацию вышележащей растительности гор на два пояса — подгольцовый и гольцовый (горно-тундровый). Отметим, что для других горных систем Кольского п-ова — Хибинских гор и Ловозерских тундр — выделяется еще один, упомянутый ранее пояс холодных гольцовых пустынь («высокогорные тундры» на «Карте растительности европейской части СССР», 1979). Однако в горных системах Лапландского заповедника этот пояс мы не выделяем. Причина этого — преобладание на ряде плоских вершин, в частности в Сальных тундрах на высотах 950—980 м над ур. м., кустарничково-моховых тундр с проективным покрытием 45—60%. Что касается Чуна-тундры, то этот горный массив с мощными крупноглыбистыми развалами плитняка на вершинах заселен эдафическими вариантами растительности, сходными с типом растительности высокогорных тундр.

Неоднородность и пестрота растительности горных тундр в литературе освещены совершенно недостаточно. Связано это, на наш взгляд, с упомянутой выше причиной — отсутствием в горах хорошо выраженного ритма чередования разностей растительности. Для рассматриваемых нами гор эта ситуация осложняется интенсивным проявлением коллювиально-делювиальных процессов на склонах, «скрадывающих» закономерности растительного покрова топоэкологического характера. Для уральских и сибирских массивов горных тундр в значительно большей степени, чем для кольских, характерно развитие разных полигональных структур грунта и связанных с ними комплексов растительности различного типа (в частности, пятнистых тундр, описанных для Полярного Урала П. Л. Горчаковским (1975)). Такая ситуация в горах Урала и Сибири обусловлена наличием фоновой мерзлоты и значительно бо́льшим, чем в горах Лапландского заповедника, накоплением конечных продуктов выветривания коренных пород — щебня и мелкозема, формирующихся в основном на плоских, мало расчлененных участках древних поверхностей выравнивания (в частности, на гольцах Восточной Сибири и Забайкалья). Для интересующего нас района — горных поднятий Кольского п-ова — в литературе (Полянская, 1936) были описаны бугристые тундры на дне долин озер Бол. и Мал. Вудъявра в Хибинских горах. Эти образования относятся к категории комплексов, между элементами которых проявляется сукцессионная связь (Рачковская, 1963). В то же время растительность этих комплексов отражает явление высотной инверсии, когда тундроподобные сообщества формируются на высотах, на которых обычно господствует северотаежный еловый лес. Кроме того, из-за наличия в этих бугристых тундрах вереска представляется довольно сомнительным отнесение элементов этих комплексов вообще к тундровому типу растительности (хотя и за некоторыми исключениями именно для кольских горных тундр; Сочава, 1956).

Изучение растительности гор Кольского п-ова многие годы велось с точки зрения синтаксономического разнообразия, чему способствовали достаточно хорошая флористическая изученность этих территорий и большой опыт экологического и синтаксономического изучения растительности соседней с Кольским п-овом северной Скандинавии. Крупным вкладом в изучение растительности гор Лапландского заповедника явилась работа Т. П. Некрасовой (1938), где приведена детальная характеристика растительности горно-тундрового пояса на уровне ассоциаций и дана синонимика выделенных категорий растительности (в частности, их сопоставление с соответствующими синтаксонами скандинавских авторов). В 1986 и 1988 гг. нами была предпринята попытка изучить топоэкологические закономерности сложения растительного покрова

горных тундр Лапландского заповедника.[1] Исследования производились в горных цепях Чуна- и Monче-тундр (южная часть Заимандровских тундр), Сальных тундрах, в Нявка-тундре и ряде небольших низкогорий-тундриц восточной и северной частей заповедника — Шилдуайвенче, Колнса-пахке, Гарьюсной тундре, Пывкордынче и др.

Понятие «горные тундры» мы рассматриваем в данной работе как ботанико-географическое, «вмещающее» в себя тот же объем представлений о растительности, который вкладывается в объем понятия «горно-тундровый пояс» или «гольцовый пояс» (Сочава, 1956). Горные тундры в таком объеме включают в себя всю растительность, распространенную выше верхней границы леса, т. е. выше верхней границы пояса березового криволесья. В пределах горно-тундрового пояса, таким образом, оказываются популяции биоморфологически и экологически различных видов, образующие типологически сильно различающиеся сообщества и группировки: заросли кустарников, кустарничково-лишайниковые и кустарничковые тундры, травянистые и травяно-моховые лужайки и луговины, травяно-моховые болотца, корочки печеночных мхов, злаковые и лишайниковые (кустистые) разреженные группировки, группировки накипных лишайников на камнях.

Одна из наиболее характерных черт растительности горно-тундрового пояса — постоянное «переплетение» (понимаемое как соизмеримость проявления в пространстве) закономерностей высотно-поясного распределения растительности (закономерностей, проявляющихся на глобальном уровне размерности растительного покрова; Сочава, 1979) с закономерностями эколого-топологического порядка (топологический уровень размерности, по Сочаве). Первый тип закономерности определяется изменением общеклиматических характеристик по мере подъема в горы, в частности уменьшением среднегодовой температуры воздуха, второй — изменением в пространстве многочисленных местных экологических факторов (геолого-геоморфологических, геохимических, гидрологических и микроклиматических). В пределах вертикальной амплитуды горных склонов среднегорий Заимандровских и Сальных тундр ряд экологических факторов может проявляться на всей высотной амплитуде горно-тундрового пояса, в то время как действие общеклиматических причин, приводящих к формированию высотной поясности, ослабляется той же малой высотной амплитудой горных склонов. В пределах этих склонов, не выходящих за пределы нижнего подпояса горно-тундрового пояса (с абсолютной высотой 550—600 м), с вершинами, поднимающимися над верхней границей леса на 150—180 м, дифференциация растительности определяется факторами палеогеографического характера (колебанием верхней границы леса в голоцене), новейшими тектоническими движениями, а также современными топо-эдафическими различиями внутри горных склонов.

Отмеченные обстоятельства — «переплетение» закономерностей высотно-поясного и эколого-топологического характера, а также, как было отмечено выше, отсутствие ясно различимого в горах ритма пространственного чередования фитоценотических разностей — создают известные трудности при выделении фитоценохор топологического уровня. Выявлению фитоценохор в таких условиях во многом способствуют экологический анализ растительного покрова, изучение закономерностей геометрического рисунка, образуемого той или иной совокупностью сообществ или группировок. Существенное значение для анализа пространственного сложения растительного покрова приобретает анализ палеогеографических ситуаций в плейстоцен—голоценовое время, в ча-

---

[1] Эта задача решалась с целью создания карты растительности Лапландского заповедника (М. 1 : 50 000) авторским коллективом в составе автора этой статьи, изучавшего и картировавшего горные тундры, В. Ю. Нешатаева, Б. Б. Коваленко, изучавших и картировавших леса, и Т. К. Юрковской, изучавшей и картировавшей болота лесной зоны.

стности оледенений территории, новейших тектонических движений и колебаний климата в голоцене. Эти факторы повлияли на общий характер процесса послеледникового расселения растительности по территории, на исходный флористический материал, из которого сформировались сообщества и группировки горно-тундрового пояса, на изменения в соотношении экологических групп видов, жизненных форм, площадей, занимаемых сообществами, их сочетаниями, высотными поясами и подпоясами. В данной работе мы рассмотрим в основном эти исторические предпосылки и влияние новейших тектонических движений на становление неоднородного растительного покрова гор заповедника.

Существенную роль в формировании неоднородного растительного покрова горных тундр заповедника сыграла неравномерность темпов заселения горной территории различными экологическими группами видов в послеледниковое время вследствие дифференцированного во времени протаивания ледникового щита (в горной и равнинной частях) и, следовательно, разновременного высвобождения из-подо льда различных территорий. Согласно работе М. Л. Раменской (1983), освобождение территории ото льда должно было привести к смешению популяций видов, прошедших разные пути миграции, в частности западный и восточный. Каждая из этих групп видов, проникая в разное время на территорию заповедника, занимала, по-видимому, очень незначительные по площади местообитания, свободные ото льда и благоприятные для ее существования. Соседние участки, обладавшие другим набором экотопических характеристик, при этом могли оставаться свободными от растительности и заселяться уже в следующую волну миграции, несшую генетически другую группу видов. При этом каждая группа видов обладала различной способностью освоения новых местообитаний, поэтому эти группы имеют разный удельный вес в современном растительном покрове.

В период последнего (валдайского) оледенения на Кольском п-ове, по мнению ряда авторов (Никонов, 1964; Арманд, Арманд, 1969; Стрелков, 1973), наблюдалось два максимума (стадии), во время каждого из которых ледяной покров имел различную мощность. Во время первой стадии мощность льда превышала 1000 м и ледник целиком перекрывал наиболее высокие возвышенности заповедника — Чуна-тундру и Сальные тундры (имеющие максимальную высоту 1114 м над ур. м.). Во время второй стадии ледниковый покров перекрывал хребты Чуна- и Монче-тундры только до высот 600—700 м (в ряде случаев до 800 м), а Сальные тундры — до высот 500—600 м (Стрелков, 1973); таким образом, оставались неоледеневавшими пенеплены, находящиеся на высоте 850—900 м. Эти пенеплены хорошо наблюдаются в современном рельефе осевой части Заимандровских тундр (плато Нам-лаг-чорр, Эбр-чорр, Ыл-чорр, Райнен-чорр) и Сальных тундр (плоские высокие поверхности, примыкающие к вершине Элгорас и к истокам р. Печи).

В соответствии с теорией флористических рефугиумов, основанной на возможности сохранения доледниковых и межледниковых флор в Северной Скандинавии и на Кольском п-ове (Зворыкин, 1954; Тихомиров, 1962; Никонов, 1964), можно предположить наличие рефугиумов арктоальпийских и ряда гипоарктических видов на этих пенепленах. Точку зрения о рефугиумах флоры на высоких вершинах хр. Чуна-тундра развивала Некрасова (1960), рассматривая в качестве «носителя» таких рефугиумов своеобразные геоморфологические образования на высоких поверхностях выравнивания — «чурбаки», представляющие собой каравaеобразные по форме останцы слабо выветрелых блоков кристаллических пород. Исходя из упомянутых выше данных о мощности ледникового покрова на второй стадии валдайского оледенения, мы думаем, что рефугиумами флоры могли служить не такие отдельно стоящие чурбаки-нунатаки, а вся поверхность древних пенепленов, лежащая выше 700—800 м над ур. м. Кроме того, есть еще одно обстоятельство, заставляющее

предположить наличие рефугиумов именно на обширных поверхностях выравнивания, а не на чурбаках-нунатаках. По мнению А. Д. Арманда и Н. Н. Арманд (1969), во время второй стадии оледенения на выступавших нунатаках существовали долинные и каровые ледники, которые смыкались с лопастями нижерасположенного скандинавского ледникового щита. Таким образом, чурбаки-нунатаки были заняты льдом; именно поэтому нам кажется, что растительность не могла найти убежище на отдельных, выступающих среди моря льда скалах и обломках породы (тем более что область Заимандровских и Сальных тундр не была периферией скандинавского щита; последняя располагалась значительно восточнее Хибинского массива; Никонов, 1964). Остается предположить, что убежищами растительности были мало расчлененные (без ущелий и каньонов), удаленные от крупных останцов, плоские поверхности древних пенепленов.[2] В осевой части гор эти поверхности, по-видимому, соединялись в единую цепь длиной 10—12 км, что способствовало обмену видами, укоренившимися на разных горных вершинах. Последнее обстоятельство — возможность обмена видами — особенно актуально для выяснения общей картины становления неоднородного растительного покрова разобщенных горных массивов западной части Кольского п-ова (Чуна- и Монче-тундры, Сальные тундры, Нявка-тундры), разделенных в современном рельефе обширными понижениями. От наиболее крупных массивов Кольского п-ова — Хибинских и Ловозерских гор — они отделены Имандровской впадиной. Эти понижения и впадины не только в ледниковое время, но также и во время валдайского межстадиала были покрыты льдом (Арманд, Арманд, 1969), а на некоторых участках, по мнению этих же авторов, — мертвым льдом, перекрытым мореной с произраставшими на ней сосново-березовыми лесами. Такая разобщенность горных массивов способствовала тому, что обмен видами осуществлялся в основном только внутри каждого массива.

В то же время значение рефугиумов для становления растительности горных тундр заповедника не столь значительно, как для других горных массивов Кольского п-ова (в частности, для Хибинских гор, где пережили оледенение некоторые виды, эндемичные для современной флоры этой горной страны; Мишкин, 1953). Обедненность арктическим и арктоальпийским элементами современных Заимандровских тундр, высокая роль в них лесных видов (Некрасова, 1960) позволяют предположить, что рефугиумы на пенепленах в плейстоцене имели довольно бедную флору, приуроченную к ограниченным по площади местообитаниям (скорее всего это были виды нивального флористического комплекса, обитавшие в местах скопления снега, а также скальная растительность). После стаивания ледника эта нивальная и скальная растительность заняла на нижележащих уровнях подходящие для нее местообитания, не играющие в современном ландшафте горных склонов большой роли.

Разобщенностью горных массивов в ледниковое и послеледниковое время обусловлено и существование крупных дизъюнкций в ареале ряда видов. Так, крайне неравномерно распределяется по горам заповедника арктоальпийский вид *Dryas octopetala* L. Ряд особенностей поведения этого вида с учетом его зависимости от химизма субстрата (тяготение к породам основного состава) можно объяснить только историей его послеледникового распространения. В Чуна-тундре этот вид крайне редок в южной части (где преобладают кислые гнейсы) и спорадически встречается в средней и северной частях (обычно на небольших участках мелкозема среди нагромождений крупных обломков в верховьях некоторых долин). В Сальных тундрах при весьма спорадическом распространении *D. octopetala* в верхнем подпоясе (на высотах 800—900 м) нами

---

[2] Отметим здесь точку зрения П. Н. Крылова (1931): он считал наличие именно нерасчлененных горных массивов одним из условий формирования горно-тундровой растительности.

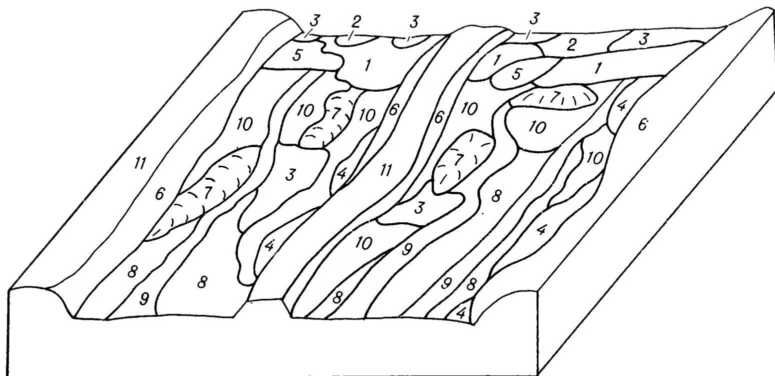


Рис. 1. Сочетание растительного покрова в зоне контакта нижнего и среднего подпоясов горно-тундрового пояса с географически разнородными группами видов-доминантов (Керка-лаг, Чуна-тундра).

1 — ассоциация с доминированием арктогорно-тундрового вида: Caricetum vaccinioso-juncosum (*Carex bigelowii*); ассоциации с доминированием арктоальпийских видов: *2* — Juncetum luzulosum (*Juncus trifidus*), *3* — Dicranetum salicosum (*Salix herbacea*), *4* — Mixtoherbetum anthoxanthosum (*Anthoxanthum odoratum* subsp. *alpinum*, *Lerchenfeldia flexuosa* subsp. *montana*), *5* — Dicranetum cetrarioso-vacciniosum var. dryadetosum (*Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *Dryas octopetala*); ассоциации с доминированием гипоарктических видов: *6* — Cetrarietum arctoudoso-empetrosum (*Arctous alpina*, *Empetrum hermaphroditum*), *7* — Cetrarietum empetroso-nano-betulosum (*Empetrum hermaphroditum*, *Betula nana*), *8* — Nano-betulo-salicetum hylocomiosum (*Betula nana*, *Salix lanata* subsp. *lanata*); ассоциации с доминированием и содоминированием бореальных видов: *9* — Salicetum herbosum (*Geranium sylvaticum*, *Trollius europaeus*), *10* — Dicranetum myrtilloso-empetrosum (*Vaccinium myrtillus*), *11* — разреженная группировка Cetraria nivalis + Cladina mitis + Festuca ovina (*Festuca ovina*).

описана растительность склона горной складки (вершина 916.0 м), где *D. octopetala* появляется на высоте 520—540 м над ур. м. и до высоты 900 м играет доминирующую роль в покрове, успешно конкурируя с обычным на этих высотах видом *Empetrum hermaphroditum* Hagerup, а на некоторых энтопиях даже вытесняя его. На близрасположенных склонах дриада или полностью отсутствует, или оттеснена на мелкоземистые участки в верхний пояс гор, где образует мелкие и редкие куртины. Такой характер распространения *Dryas octopetala*, вероятно, свидетельствует о крайне неравномерном послеледниковом его расселении вследствие изолированности горного массива Сальных тундр от других горных массивов (Туадаш, Нявка- и Нялл-тундры) и наличия локального убежища этого вида на плоских вершинах центральной части массива (у современных истоков р. Печи).

В периоды, следующие за эпохой максимума последнего оледенения, на фоне растянувшегося на 5000—5500 лет (Арманд, Арманд, 1969) таяния ледникового покрова и колебаний климата в голоценовое время изолированность горных массивов заповедника от других горных массивов, по-видимому, оставалась значительной. Во время теплых фаз позднего плейстоцена и голоцена (в аллереде, бореальном и атлантическом периодах) довольно большая часть Кольского п-ова была залита морскими водами (готигляциальная трансгрессия, трансгрессии портландия и тапес; Лебедева, 1983). Несомненно, морские воды в не меньшей степени, чем покров материкового льда, препятствовали видовому обмену между горными массивами. Существенное значение для становления флоры и растительности гор заповедника в это время приобретают изменения положения верхней границы леса, как следствие периодических колебаний среднегодовой температуры воздуха и увлажненности. Подъем верхней границы леса в бореальное и атлантическое время, а затем ее опускание в суббореальное (Sorsa, 1965) способствовали проникновению в горно-тундровый пояс большого числа лесных элементов флоры, а также элементов, процветавших в зоне контакта лесного и горно-тундрового поясов (гипоарктических и арктобореальных видов). Эти виды в силу низких

ценозообразовательных свойств арктических и арктоальпийских видов, тяготеющих к верхним частям горных поднятий, потеснили последние на их позициях и в конечном счете определили современный облик растительного покрова на границе поясов (горно-тундрового и лесного, а также подпоясов горно-тундрового пояса). В контактных зонах постоянно встречаются сообщества, сформированные различными географическими элементами флоры (арктическими и арктогорно-тундровыми,[3] арктоальпийскими, гипоарктическими, бореальными) и группами видов, прошедших разные пути миграции (западный, восточный), а также переживших оледенение на месте. Сообщества, образованные различными группами видов, часто встречаются на одной высоте и образуют разные типы структур (рис. 1).

Полное уничтожение растительного покрова в зоне контакта льда с поверхностью грунта привело к образованию в послеледниковый период большого числа свободных местообитаний. Горные массивы в послеледниковье были изолированы друг от друга, поэтому обмена видами с другими районами Кольского п-ова не происходило (так, согласно работе Раменской (1983), в пределы Заимандровских тундр не проникали виды, встречающиеся в восточной части Кольского п-ова, такие как *Eutrema edwardsii* R. Br., *Valeriana capitata* Pall. ex Link, *Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch. Bip. и др.). Таким образом, палеогеографическая ситуация в голоцене способствовала образованию растительности горно-тундрового пояса в основном из видов гипоарктической и арктобореальной флор, подымавшихся в горы из области контакта лесной и тундровой (в данном случае обедненной перигляциальной и скальной) растительности. Относительная флористическая бедность гипоарктического набора видов, приспособившихся к жизни вне лесного полога, и наличие большого количества свободных местообитаний, характеризовавшихся к тому же наличием кислых органогенных субстратов, способствовали тому, что одни и те же виды вынуждены были осваивать довольно широкий спектр экотопов горных склонов, находящихся выше верхней границы леса. К таким видам можно отнести широко распространенные на высотах от 400 до 700 м *Betula nana* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus* (Lodd.) Hult. Некоторые из этих видов, встречающиеся в высотном диапазоне в 200 м и более, приспособились к жизни в довольно широкой экологической амплитуде. Так, *Betula nana* на высотах 400—450 м произрастает в условиях среднемощного (80—100 см), а на высотах 650—700 м — в условиях маломощного (25—30 см) снежного покрова. При этом при переходе от первого типа местообитания ко второму резко меняется и форма роста растения — от прямостоячего кустарника 50—60 см выс. до полегающего кустарника, ветви которого плотно прижаты к поверхности грунта. На высотах 500—600 м над ур. м. можно встретить на одном гипсометрическом уровне сообщества ерника, представленные обеими формами роста — высокими зарослями кустарников в ложбинах, заносимых снегом, и простратными формами ерника в ерниково-воронично-цетрариевых тундрах на выпуклом склоне с маломощным снежным покровом.

Эти особенности формирования растительного покрова горно-тундрового пояса соответствуют описанному А. И. Толмачевым (1948) стеногипсохтонному пути формирования растительности горных тундр, при котором решающее значение имеет обмен видами с нижерасположенными поясами гор и предгорий, в частности с лесным поясом. В связи с этим определились преобладающие направления обмена видами и, следовательно, направления (линии), вдоль которых прослеживается фитоценотическая и флористическая общность синтаксонов (в частности, формирование ассоциаций, принадлежащих к одной группе или классу ассоциаций). Пространственно это выражается в вытянутости контуров сообществ и совокупностей сообществ вдоль определенных

[3] Виды-эваркты, сформировавшиеся в горах высоких широт (Раменская, 1983).

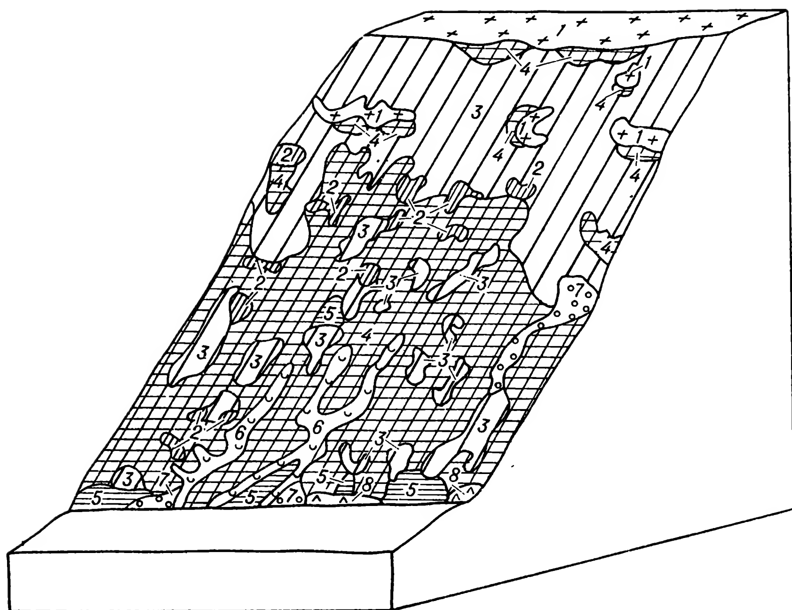


Рис. 2. Распределение сообществ на внутригорном склоне северо-западной экспозиции (Сальные тундры, приток р. Печи).

Ассоциации: *1* — Cetrarietum (*C. nivalis*) arctoudoso-empetrosum, *2* — Cetrarietum (*C. nivalis*) empetroso-nano-betulosum, *3* — Cladinetum (*C. alpestris, C. mitis*) empetroso-nano-betulosum, *4* — Hylocomietum empetroso-nano-betulosum, *5* — Cladinetum (*C. alpestris, C. mitis*) dicranoso-myrtillosum, *6* — Salicetum herbosum (ивняк *Salix lanata* subsp. *lanata*, травяной), *7* — Nano-betulo-salicetum hylocomiosum (ивняк *Salix lanata* subsp. *lanata* с ерником, моховый), *8* — Mixto-herbetum anthoxanthosum (разнотравно-щучково-душисто-колосковый луг).

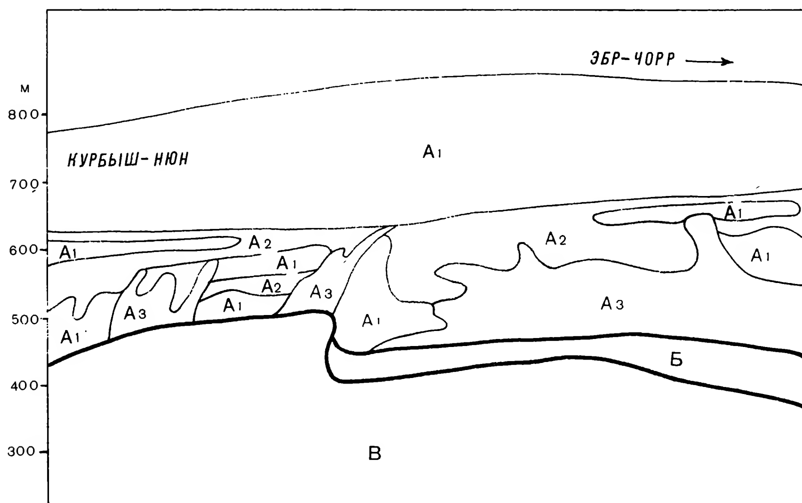


Рис. 3. Амплитуды высот и характер границ между высотными поясами и подпоясами на склоне западной экспозиции (средняя Чуна-тундра).

A_1—A_3 — горно-тундровый пояс: A_1 — крупнокаменистая осыпь, A_2 — подпояс собственно горно-тундровой растительности (кустарничково-лишайниковых тундр), A_3 — нижний подпояс горно-тундрового пояса (заросли кустарников); Б — подгольцовый пояс (березовое криволесье); В — лесной пояс (еловый лес); тонкими линиями показаны границы между подпоясами горно-тундрового пояса, жирными — границы между высотными поясами. Слева — высота, м над ур. м.

линий. Эти направления и линии идут, как правило, сверху вниз по склонам, часто они связаны с различными тектоническими линиями и швами, секущими горные склоны сверху вниз (или весьма часто — по диагонали к осевой линии хребтов), в виде ложбин, каньонов, отвесных уступов. Контуры сообществ корректируются также склоновыми и гравитационными процессами.

Господство гипоарктических видов в пределах горно-тундрового пояса приводит к появлению «растянутых» по высоте сообществ с доминированием этих видов (ассоциация Hylocomietum empetroso-nano-betulosum на рис. 2). Эти сообщества встречаются небольшими фрагментами по всему горному склону (участки ассоциации Cladinetum empetroso-nano-betulosum на рис. 2) и иногда заходят на плоские вершины.

Голоценовое время для Заимандровских и Сальных тундр характеризовалось изостатическими поднятиями, оцениваемыми величиной в 200—250 м (Никонов, 1964). Эти поднятия носили дифференцированный характер, т. е. отдельные блоки перемещались относительно друг друга (Стрелков, 1973). В зонах контакта между блоками возникали различные типы дизъюнктивных нарушений, выразившиеся в наличии узких ущелеобразных долин, сбросов, каньонов с отвесными стенками. На фоне этих тектонических процессов, происходивших в послеледниковое время, становится понятной одна из наиболее существенных черт растительного покрова горных тундр — его фрагментированность, разорванность. На высотах выше 650—700 м иногда трудно найти участки растительного покрова протяженностью более 15—20 м. Крупноглыбистые осыпи, покрывающие вершины и верхние склоны гор на 65—80%,— наиболее типичная картина ландшафта верхнего пояса гор, особенно ярко выраженная в пределах Заимандровских тундр (рис. 3). Безусловно, именно новейшие тектонические движения, продолжающиеся в настоящее время, препятствуют формированию сколько-нибудь крупных фрагментов сомкнутого покрова. Эти движения активизируют процессы элювиирования на вершинах, при этом в силу высокой прочности кристаллических пород (габбро-диориты, анортозиты, гнейсы; Стрелков, 1973) к выветриванию образуются крупные обломки (величиной 1.0—2.0 м). В осевой части хребтов процесс элювиирования продолжается, крупные обломки пород скатываются вниз и постоянно «подновляют» россыпи, развалы пород и осыпи. Это препятствует формированию щебнистого и мелкоземистого субстрата как основы для формирования крупных массивов дернины. В этом подпоясе гор мелкими фрагментами представлена растительность нивального характера (размерами 25—40 см), формирующаяся на временных (возраста 2—4 года) микротеррасках между крупными валунами, куда талыми водами нанесено небольшое количество щебня (*Phyllodoce caerulea* (L.) Bab., *Salix herbacea* L., *Sibbaldia procumbens* L., *Harrimanella hypnoides* (L.) Cov., часто на подушке *Dicranum congestum* или по соседству с латками *Cetraria islandica* L.).

Осевая, наиболее приподнятая часть гор заповедника приобрела современный облик в результате коллювиально-делювиальных процессов, которые свидетельствуют о наиболее интенсивном проявлении здесь новейших тектонических движений. Эти движения носят характер ритмично-прерывистого во времени подъема отдельных горных блоков, что фиксируется в рельефе как крупные (высотой 15—30 м) ступени-уступы, «используемые» снежниками. Снежники у тыловых швов террас достигают мощности 2.5—3.0 м, их возобновление каждый год способствует формированию нивальной обстановки и зависящего от нее определенного порядка следования в пространстве разностей растительности (образования микро- и мезопоясных экологических рядов). В этом случае от рельефа и тектоники зависит эффект плавного нарастания или убывания значений какого-либо экологического фактора (заснеженности, обводненности).

Для установления закономерностей дифференциации растительного покрова горных тундр важно знать не только интенсивность современных поднятий,

но и изменение этой интенсивности на протяжении голоцена. Считается (Никонов, 1964), что наибольшей интенсивности изостатические движения достигли в эпохи позднеледниковья и раннего послеледниковья, когда таяла основная масса льда. В дальнейшем в период голоцена изостатические движения теряли интенсивность, и в настоящее время величина подъема оценивается в 9.6 мм/год (Кошечкин, 1988). Учитывая большую величину изостатического поднятия в раннее послеледниковье, можно предположить, что фрагментарность растительного покрова была тогда выражена больше, чем в настоящее время. Этому должны были способствовать более интенсивные по сравнению с настоящим временем коллювиально-делювиальные процессы. Формирование относительно крупных фрагментов дернины с ясно различимой в пределах каждого фрагмента экологической дифференциацией (в том числе с плавными изменениями экологических факторов в пространстве) стало возможным только в самую последнюю фазу голоцена при затухающей интенсивности тектонических движений. Именно в эту фазу сформировались поясные экологические ряды разного ранга, сочетания, контуры которых вытянуты вдоль по склону на 80—100 м.

Наиболее часто встречающиеся проявления современной тектоники в верхнем поясе гор связаны с возникновением осыпей. Крутизна склона, величина обломков, интенсивность скатывания и сползания коллюво-делювия влияют на морфологию, размеры дернины, а экспозиция по отношению к солнечному теплу и ветрам, переносящим снег, — на типологический состав растительности. В результате постоянного давления осыпи верхний край дернистой отдельности вытягивается в прямую линию. Это — зона сбалансированности поступающего сверху коллюво-делювия и прироста дернины (назовем ее линией нулевого прироста дернины: линия А—А′ на рис. 4). Нарастание дернистой отдельности происходит в ее нижней части: здесь непосредственно под клиновидными или языковидными по форме окончаниями этих отдельностей и под их защитой создаются условия для стабилизации осыпи и формирования мелкозема. Впоследствии эти участки мелкозема осваиваются разностями растительности, располагающимися гипсометрически выше по склону (рис. 4, зона Б). Часто отдельные «клинья» и «языки» соединяются между собой, образуя бахромчатый или фестончатый в плане рисунок (рис. 5). Такого рода фестончатые структуры господствуют на склонах на высотах 700—900 м. Они могут встречаться и ниже по склону — на высотах 550—700 м, особенно в зонах, примыкающих к современным разломам. Часто эти структуры располагаются по склону в несколько ярусов (рис. 5). В этом случае «основание» каждого яруса (или линия нулевого прироста дернины) приурочено к тыловому шву слабо выраженной тектонической террасы. Таким образом, даже слабые проявления тектонических движений в современном рельефе сказываются на форме дернистых отдельностей в верхнем поясе гор.

На высотах ниже 650—700 м практически уже на всех склонах отмечаются стабилизация коллюво-делювия, определяемая задерновывающей силой растительности, и соответственно увеличение площади, занятой дерниной. Тектоника гор и обвально-осыпные процессы здесь в значительно меньшей степени влияют на морфометрические и типологические характеристики растительного покрова, чем в верхнем поясе гор. Существенное значение для формирования конкретного рисунка и морфологии растительного покрова на этих высотах имеет уже не столько тектоника, сколько имевшие место в голоцене колебания верхней границы леса и инвазии лесной растительности в пределы горно-тундрового пояса. Эти колебания обусловили морфологическую закономерность растительности гор глобального уровня, т. е. хорошо прослеживаемое во всех горных тундрах разделение растительности на два подпояса — низких и высоких тундр (нижнегольцового и собственно гольцового подпоясов).

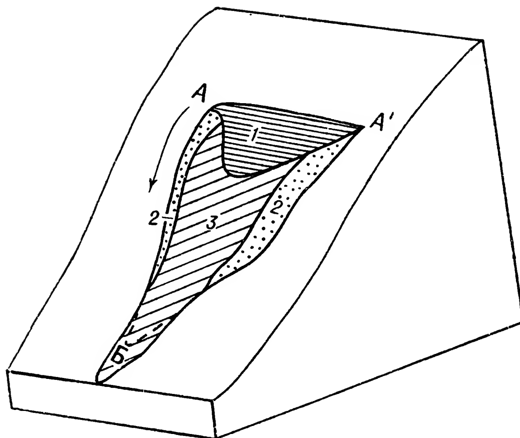


Рис. 4. Клиновидная дернистая отдельность осыпного склона (Сальные тундры, истоки ручья Аллд-уай, высота 800 м над ур. м.).

Ассоциации: *1* — Caricetum vaccinioso-juncosum (осочник *Carex bigelowii* с *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus* и *Juncus trifidus*), *2* — Gymnomitrietum caricoso-salicosum (моховые корочки из *Gymnomitrion concinnatum* с примесью *Carex bigelowii* и *Salix herbacea*), *3* — Caricetum polytrichosum (осочник *Carex bigelowii* с *Polytrichum hyperboreum*); А—А' — линия нулевого прироста дернины; Б — зона наступания дернины; стрелкой показано направление движения осыпи.

В результате подъема границы леса в атлантическое время, а затем опускания ее в последующие климатические фазы определилось резкое различие растительности нижней части горно-тундрового пояса и расположенных выше подпоясов по флористическому составу, набору биоморф и фитоценотическому строению всех типов сообществ.

Подпояс низких тундр, сложенный преимущественно кустарниковой растительностью, характеризуется наибольшими площадями (в пределах горно-тундрового пояса), заселенными какой-либо одной типологической разно-

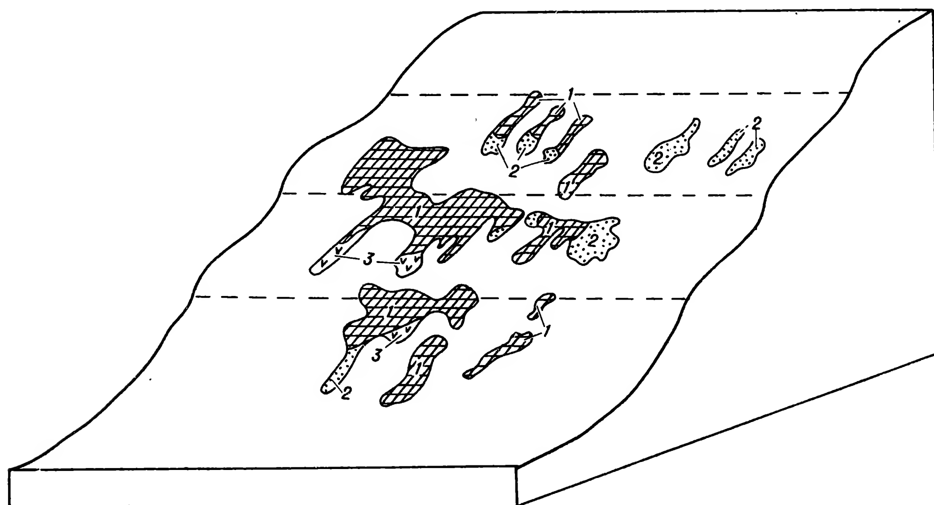


Рис. 5. Фестончатые структуры горных склонов (Сальные тундры, истоки ручья Суабв-уай).

Ассоциации: *1* — Caricetum polytrichosum (осочник *Carex bigelowii* с *Polytrichum hyperboreum, Juncus trifidus*), *2* — Gymnomitrietum andreoso-racomitriosum (моховые корочки *Gymnomitrion concinnatum, Racomitrium microcarpon, Andreaea rupestris*), *3* — Dicranetum cetrarioso-vacciniosum (цетрариево-бруснично-дикрановая тундра с доминированием *Cetraria islandica, Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus, Dicranum congestum*). Незаштрихованная область — мелко- и среднекаменистая осыпь; пунктиром показаны линии тыловых швов нагорных террас.

стью, и в целом наибольшей гомогенностью покрова. Это объясняется тем, что данный подпояс долгое время развивался под пологом лесной растительности (редкостойных еловых лесов и березового криволесья). С понижением границы леса после климатического оптимума голоцена сомкнутый ярус высоких кустарников (*Betula nana* L., *Salix glauca* L., *S. lanata* subsp. *lanata* L.) препятствовал дифференциации среды (посредством косвенного влияния на среду, в частности, благодаря созданию условий для формирования равномерного снежного покрова и в результате этого — равномерного увлажнения, а также непосредственной защите нижних ярусов от прямых солнечных лучей). Гомогенность в современном растительном покрове этого подпояса выражается в наличии больших площадей, занятых чернично-воронично-ерниковыми и разнотравно-кустарничково-ивняковыми сообществами.

Интересны в связи с этим взгляды Н. А. Миняева (1963) на процесс исторического расселения синузии Vaccinium myrtillus + Empetrum nigrum в Хибинском горном массиве. По мнению Миняева, колебания климата и вызванные им колебания верхней границы леса в голоцене привели к широкому географическому распространению и увеличению фитоценотической амплитуды этой синузии. В настоящее время эта синузия под пологом *Betula nana* занимает довольно большие площади в нижней части горно-тундрового пояса — на контакте с поясом березового криволесья. Развивая взгляды Миняева, мы можем предположить, что колебания климата в голоцене приводили (в нижней части горно-тундрового пояса) к гомогенизации растительного покрова; это, по-видимому, проявлялось (в атлантическое время) в преобладании на больших площадях одной или нескольких фитоценотически близких между собой синузий и ассоциаций, сложенных преимущественно кустарниками и кустарничками. В последние фазы голоцена — суббореальную и субатлантическую — понижение границы леса привело в растительном покрове нижней части горно-тундрового пояса к обратной тенденции — увеличению степени его дифференцированности и дискретности с возникновением резких границ между разностями. В это время в результате отступания растений-эдификаторов древесного и кустарникового ярусов вниз по склонам усилилась роль местных экологических факторов в формировании конкретных типов сообществ.

Формирование синузии Vaccinium myrtillus + Empetrum nigrum, по мнению Миняева, произошло в конце плиоцена или в одно из межледниковий. Вполне возможно, что к этому времени относится и формирование сообществ с участием этой синузии и кустарника *Betula nana*. С известной долей условности можно принять, что и некоторые другие типологические разности растительности нижней части горно-тундрового пояса (в частности, сообщества с *Salix glauca*, *S. myrsinites* L., *Juniperus sibirica* Burgsd.) сформировались в ледниковое или межледниковое время. Безусловно то, что вертикальная и горизонтальная структура многих из этих сообществ сформировалась раньше, чем экотопологическая структура горных склонов, к которым приурочены эти сообщества. Эта структура явилась результатом изменений геолого-геоморфологического строения ландшафта, происходивших на протяжении всего голоцена. Относительная однородность горизонтального сложения многих кустарниковых сообществ объясняется чисто биотическими причинами. Это позволяет нам предположить, что эти кустарники характеризуют более древний и первичный по отношению к современному тип сложения растительного покрова. Его нужно считать и более устойчивым к воздействию внешней среды, чем типы сложения растительного покрова гипсометрически вышерасположенных кустарничково-лишайниковых тундр, где решающую роль в пространственной дифференциации играют местные экологические факторы. Развитие рельефа в голоценовое время и формирование различных типов поверхностных отложений привели к тому, что конкретные участки многих кустарниковых сообществ на горных склонах приобрели резкие очертания, наблюдаемые в настоящее время.

В пределах высоких тундр (в собственно гольцовом подпоясе) растительный покров весьма неоднороден, что является результатом современной экологической обстановки: дифференциации среды под влиянием неравномерности распределения в пространстве литоэдафических (величина обломков, характер их скопления, выходы кристаллического фундамента), климатических и гидрологических (интенсивность инсоляции, характер снегонакопления и стаивания снега, увлажнение) факторов. Именно этот подпояс характеризуется наиболее крупными во всем горно-тундровом поясе фрагментами дернины, внутри которой непрерывность покрова сочетается с его гетерогенностью.

Исторический фактор играет существенную роль при образовании неоднородного растительного покрова, поскольку именно он повлиял на основные закономерности сложения современного растительного покрова горных тундр заповедника, такие как чередование в пространстве сообществ, сложенных географически разнородными элементами, сильная фрагментированность растительного покрова верхнего подпояса гор, относительная гомогенность растительности нижнего подпояса горно-тундрового пояса и гетерогенность растительности подпояса кустарничково-лишайниковых тундр. Эти закономерности, заложенные в позднеледниковое и раннее послеледниковое время, «корректировались» в течение всего голоцена изменяющимися экотопологическими условиями — колебаниями климата и проявлениями новейших тектонических движений.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 93-04-20041.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арманд А. Д., Арманд Н. Н. Мурманская область // Последний ледниковый покров на Северо-Западе европейской части СССР. К VIII Конгрессу INQVA. Париж, 1969. М., 1969. С. 255—267.

Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М., 1975. 283 с.

Зворыкин К. В. К истории растительности лесной полосы Кольского полуострова в послеледниковое время // Тр. МГУ. Материалы по палеогеографии. 1954. Вып. 1. С. 27—44.

Карта растительности европейской части СССР. М. 1 : 2 500 000. М., 1979.

Кошечкин Б. И. Изостатические движения земной коры и природа сводового поднятия в области развития Северо-Европейского ледникового покрова // Изв. ВГО. 1988. Т. 120. Вып. 3. С. 228—233.

Крылов П. Н. Фито-статистический очерк альпийской области Алтая // Изв. Томск. отд. Русск. бот. о-ва. 1931. Т. 3. № 1-2. С. 28—83.

Куваев В. Б. Холодные гольцовые пустыни в приполярных горах Северного полушария. М., 1985. 80 с.

Лебедева Р. М. История развития растительности Кольско-Карельского региона в четвертичный период // М. Л. Раменская. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. С. 176—182.

Миняев Н. А. Структура растительных ассоциаций. (По материалам исследования чернично-вороничной серии ассоциаций в Хибинском горном массиве). М.—Л., 1963. 262 с.

Мишкин Б. А. Флора Хибинских гор, ее анализ и история. М.—Л., 1953. 114 с.

Некрасова Т. П. Растительность альпийского и субальпийского поясов Чуна-тундры // Тр. Лапландского гос. заповедника. 1938. Вып. 1. С. 7—176.

Некрасова Т. П. Видовой состав флоры цветковых и высших споровых Лапландского заповедника // Тр. Лапландского гос. заповедника. 1960. Вып. 4. С. 127—188.

Никонов А. А. Развитие рельефа и палеогеография антропогена на западе Кольского полуострова. М.—Л., 1964. 184 с.

Полянская О. С. Об инверсии поясов растительности в Хибинских горах // Сов. ботаника. 1936. № 4. С. 4—17.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 216 с.

Рачковская Е. И. Типы комплексов растительного покрова сухой степи Центрального Казахстана и их классификация // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1963. Вып. 15. С. 159—173.

Сочава В. Б. Горные тундры // Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР». М. 1 : 4 000 000. М.—Л., 1956. Т. 1. С. 82—113.

Сочава В. Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск, 1979. 190 с.

Стрелков С. А. Морфоструктуры северо-восточной части Балтийского щита и основные закономерности их формирования // Палеогеография и морфоструктуры Кольского полуострова. К IX Конгрессу INQVA. Новая Зеландия, 1973. М., 1973. С. 5—80.

Тихомиров Б. А. Основные этапы развития растительности севера СССР в связи с климатическими колебаниями и деятельностью человека // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1962. Т. 77. Вып. 1. С. 34—58.

Толмачев А. И. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов Северного полушария // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 2. С. 161—180.

Юрцев Б. А. Ботанико-географический очерк индигирского склона горного узла Сунтар-Хаята (Восточная Якутия) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 16. Растительность СССР и зарубежных стран. 1964. С. 3—82.

Sorsa P. Pollenanalytische Untersuchungen zur spätquartären Vegetations — und Klimaentwicklung in östlichen Nordfinnland // Ann. Bot. Fenn. 1965. Vol. 2. P. 301—413.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 13 IV 1994

SUMMARY

Heterogeneous vegetational cover of mountain tundras of the Lappland reserve has been formed under the influence of some paleogeographical factors, such as the difference in age of settling of territory by different geographical groups after thawing ice cover, the fluctuation of upper border of forest (timber line) in the Holocene and the evidence of new intensive tectonic movements. The formation of some specific features of the modern vegetational cover resulted from the effect of these factors and also the modern topo-edaphic difference of mountainous massives. These features are fragmentary patterns of vegetation in the upper sub-belt mountains, the penetration of some hyparctic species and their communities in the high-altitude slopes, the formation of combinations of communities with different geographical elements and the existense of sharp border between separate communities and their combinations in all sub-belts of the mountain-tundras belts.

УДК 581.132.1(571.3)

Г. Д. Леина

ТЕМНОВОЕ ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ БАГЛУРОВО-КОВЫЛЬКОВОГО СООБЩЕСТВА ПУСТЫННОЙ СТЕПИ МОНГОЛИИ В ПЕРИОД ЛЕТНЕЙ ЗАСУХИ

G. D. LEINA. THE DARK RESPIRATION DURING THE SUMMER DROUGHT IN PLANTS OF *ANABASIS-STIPA* COMMUNITY IN MONGOLIAN DESERT STEPPE

В пустынной степи Гобийского Алтая (1900 м над ур. м.) с помощью прибора И. А. Купермана была измерена дыхательная способность (ДС) — интенсивность дыхания (в мкл O_2/г сух. массы · ч) при средней за период исследования температуре 21 °С у доминантных (*Stipa gobica, Anabasis brevifolia*) и некоторых сопутствующих им видов растений в естественных условиях роста

и в опытах с поливом и внесением удобрений. Величина ДС и изменение ее в сезоне определялись генотипом растения и условиями произрастания. Показано, что между ДС и содержанием воды (СВ) в побегах существует линейная связь с высоким положительным коэффициентом корреляции. На основании фактических данных выведены уравнения линейной регрессии, позволяющие по СВ рассчитать соответствующую ей ДС побега. Для суккулентов получено более резкое снижение дыхания при обезвоживании, чем для ксерофитов, не относящихся к суккулентам. Сделано предположение, что скорость снижения дыхания при обезвоживании может служить одним из показателей засухоустойчивости растения, т. е. засухоустойчивому виду соответствует более высокая скорость снижения дыхания при обезвоживании.

Настоящая статья является продолжением работы, посвященной исследованию дыхания растений в пустынной степи Монголии (Леина, 1993).

Публикации результатов изучения газообмена растений аридных областей земного шара стали появляться уже с начала XX в. (Iljin, 1923, 1957; Harder et al., 1932; Guttenberg, Buhr, 1935; Семихатова, 1953; Binet, 1955; Hellmuth, 1968a, b; Stocker, 1974a, b; Семихатова, Алексеева, 1979, и др.). Однако главное внимание в большинстве работ уделялось ассимиляции углекислого газа. Определение дыхания часто носило лишь вспомогательный характер: величина интенсивности дыхания использовалась в качестве поправки для расчета «истинного фотосинтеза», который представляет собой сумму наблюдаемого фотосинтеза и дыхания. Этот искусственный прием в расчетах сохранился до сих пор, хотя сейчас, когда накопилось много данных о сложной взаимосвязи фотосинтеза и дыхания, к нему относятся осторожно (Stocker, 1974). Между тем дыхание, как известно, является одним из важнейших процессов жизнедеятельности, определяющим как адаптационные возможности, так и продуктивность растений.

Ранее (Леина, 1993) были проанализированы данные по соотношению CO_2/O_2 и динамике темнового газообмена в течение 2-часового определения дыхания. Цель настоящей работы — изучить дыхание как таковое у растений разных видов в экстремальных условиях существования, а также обсудить, в какой степени можно использовать дыхание, его реакцию на лимитирующие факторы внешней среды (в данном конкретном случае это недостаток водоснабжения) в качестве одного из показателей экологической характеристики вида, а именно устойчивости его к засухе.

Методика и объекты исследования

Работа выполнена летом 1988 г. на стационарном участке, заложенном в пустынной степи Гобийского Алтая в баглурово-ковыльковом сообществе (сомон Баян-Цаган, 1900 м над ур. м.).

Объектами исследования служили доминанты сообщества: травянистый многолетник *Stipa gobica* Roshev. и настоящий полукустарничек *Anabasis brevifolia* C. A. Mey., а также сопутствующие им виды (из настоящих полукустарничков — *Reaumuria songarica* (Pall.) Maxim., из примитивных — *Ajania fruticulosa* (Ledeb.) Poljak., из многолетних трав — *Lagochilus ilicifolius* Bunge, *Bassia dasyphylla* (Fisch. et Mey.) O. Kuntze и *Carex duriuscula* C. A. Mey.). *Anabasis brevifolia* имеет C_4-САМ-фотосинтез,[1] *Reaumuria songarica* — метаболически промежуточный C_3—C_4-вид (Гамалей, Мокроносов, 1988; Гамалей, Шийрэвдамба, 1988). О типе первичной фиксации углерода у *Lagochilus ilicifolius* в литературе нет данных. Остальные изученные нами виды являются C_3-растениями.

Растения брали с 5 участков. *I* — контрольный участок без полива, неогражденный, где возможен периодический выпас скота; *II* — контрольный заповедный участок без полива (по визуальной оценке, физиологическое состоя-

[1] САМ — crassulacean acid metabolism (фотосинтетический метаболизм по типу толстянковых).

ТАБЛИЦА 1

Сопоставление величин дыхательной способности, полученных видоизмененным методом Бойсена—Йенсена и с использованием прибора И. А. Купермана, у ассимилирующих побегов растений

Дата, температура опыта	Виды	Метод Бойсена—Йенсена		Прибор Купермана			Отклонение от среднего значения, %
		$ИД_{CO_2}$	$ДС_{CO_2}$	$ДС_{O_2}$	ДК	$ДС'_{CO_2}$	
25 июня, 20 °С	*Anabasis brevifolia*	1.44	1.54	1.06	0.70	1.45	± 3.3
	Reaumuria songarica	2.28	2.43	1.48	0.93	2.70	± 5.1
	Ajania fruticulosa	2.38	2.54	1.15	1.08	2.43	± 2.4
	Stipa gobica	1.35	1.44	1.01	0.90	1.78	± 10.6
3 июля, 17 °С	*Anabasis brevifolia*	1.26	1.68	0.87	0.87	1.48	± 6.3
	Stipa gobica	0.86	1.15	0.61	0.98	1.17	± 0.9
6 июля, 22 °С	*Bassia dasyphylla*	2.20	2.07	0.95	1.00	1.86	± 5.6
	Lagochilus ilicifolius	2.03	1.91	0.96	0.90	1.69	± 6.1
	Achnatherum splendens	2.12	2.00	1.14	1.00	2.23	± 5.7
7 июля, 27 °С	*Anabasis brevifolia*	1.64	1.19	0.76	0.75	1.12	± 2.6
	Reaumuria songarica	2.62	1.91	0.86	0.98	1.65	± 7.3
	Ajania fruticulosa	2.26	1.64	0.88	1.02	1.76	± 3.5
	Stipa gobica	1.28	0.93	0.49	0.99	0.96	± 2.1

Примечание. $ИД_{CO_2}$ — интенсивность дыхания, мг CO_2/г сух. массы · ч при фактической температуре опыта; $ДС_{CO_2}$ — дыхательная способность, мг CO_2/г сух. мыссы · ч, 21 °С; $ДС_{O_2}$ — дыхательная способность, мл O_2/г сух. массы · ч, 21 °С; ДК — дыхательный коэффициент; $ДС'_{CO_2}$ — расчетная величина ДС, мг CO_2/гсух. массы · ч, 21 °С.

ние растений с заповедного участка было лучше, чем с неогражденного); *III*—*V* — участки (трансекты 2.5 × 20 м), заложенные на заповедной площади с поливом: *III* — без внесения удобрений, *IV* — с внесением аммонийной селитры, *V* — с внесением суперфосфата. Удобрения вносили из расчета 30 кг действующего вещества на 1 га. Полив на участках *III, IV* проведен в 4 срока — 15 и 24 июня, 6 и 21 июля с нормой 40 мм за 1 прием (всего 160 мм), на участке *V* — в 3 срока, за исключением последнего (всего 120 мм).

В настоящей статье основное внимание уделено интенсивности дыхания (ИД), которая представляет собой среднюю величину из четырех последовательных (с 30-минутным интервалом) измерений; связи ИД с содержанием воды в дышащих побегах; дневной и сезонной динамике ИД.

ИД у ассимилирующих побегов растений определяли в темноте, используя прибор И. А. Купермана (Куперман, Хитрово, 1977). Часть измерений ИД в начале сезона проведена также видоизмененным методом Бойсена—Йенсена (Вальтер и др., 1957). Применяя первый способ, можно охарактеризовать интенсивность дыхательного газообмена по поглощению кислорода в мкл O_2/г сух. массы · ч, применяя второй, — ИД по выделению углекислого газа в мг CO_2/г сух. массы · ч.

Определение ИД прибором Купермана проводили в полевой лаборатории. Хотя специальное термостатирование системы не использовалось, температура воздуха в листовых камерах в течение 2-часовой экспозиции оставалась постоянной. В самый жаркий день увеличение температуры в камерах за время опыта составляло менее 1 °С. В то же время, используя метод Бойсена—Йенсена, мы получали больший диапазон температур вследствие отсутствия водной

изоляции колб, в которые закладывали дышащие побеги, от окружающей среды. Этот метод позволил изучить температурную зависимость дыхания растений и рассчитать величину температурного коэффициента Q_{15-25°, которая составила 2.0. Точно такое же значение температурного коэффициента в интервале 18—28 °С было нами получено при исследовании жестколистных тропических растений из оранжереи Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (*Ficus radicans* Casar., *Hibiscus rosa-sinensis* L., *Theobroma cacao* L., *Citrullus colacynthis* (L.) Schrad.). Коэффициент $Q_{15-25^\circ} = 2.0$ получен также для *Rhagodia baccata* (Labill.) Moq. и *Acacia craspedo-carpa* F. Muell. в пустынях и полупустынях Западной Австралии (Hellmuth, 1967, 1968a, b). Впоследствии величину $Q_{15-25^\circ} = 2.0$ мы использовали при расчете дыхательной способности (ДС) побегов — интенсивности дыхания при температуре 21 °С (средней среднесуточной температуре воздуха в естественных условиях произрастания растений за период наблюдений с 15 июня по 10 августа 1988 г.).

Необходимо отметить, что при параллельном определении ДС по поглощенному кислороду с применением прибора Купермана и выделенному углекислому газу по методу Бойсена—Йенсена установлено вполне удовлетворительное сходство результатов (табл. 1). Переход от поглощенного в процессе дыхания O_2 к выделенному CO_2 сделан по следующей формуле:

$$\frac{ДС_{O_2} \times ДК \times 1.96}{1000} = ДС_{CO_2},$$

где $ДС_{O_2}$ и $ДС_{CO_2}$ — ДС побегов, мкл O_2 и мг CO_2 на 1 г сух. массы · ч соответственно; ДК — дыхательный коэффициент; 1.96 — масса 1 мл CO_2, мг; 1000 в знаменателе — переход от мкл к мл O_2.

Из данных, приведенных в табл. 1, следует, что максимальное расхождение результатов (10.6%) получено только однажды для *Stipa gobica*. В остальных 12 случаях сопоставления методов расхождение результатов значительно ниже. Однако надо иметь в виду, что в этом расчете используется величина $ДК = CO_2/O_2$, определяемая одновременно с измерением дыхания по кислороду, которая у суккулентов может значительно отличаться от единицы, что и учитывалось.

О хорошем совпадении результатов, полученных методом Бойсена—Йенсена и на манометрическом аппарате Варбурга, пишет также Л. Н. Алексеева (1982).

Таким образом, учитывая некоторые особенности метода Бойсена—Йенсена (например, подбор навески дышащих побегов для обеспечения в замкнутой системе оптимальных условий газообмена), его можно использовать для определения дыхания растений в полевой обстановке, т. е. там, где применение современной аппаратуры невозможно, но только при обязательном условии — отсутствии темновой фиксации углекислого газа, которая иногда наблюдается в экстремальных условиях (Леина, 1993).

Для расширения возможности сопоставления дыхания и водоснабжения измерение ИД и содержания воды (СВ) в побегах проводили не только у растений в естественных условиях роста, но и при искусственном снижении действия засухи поливом или предварительным увлажнением срезанных побегов. Увлажнение срезанных побегов проводили в темной камере на фильтровальной бумаге, обильно смоченной водой. В качестве контроля использовали побеги растений, срезаемые на участке непосредственно перед измерением дыхания у предварительно увлажненных побегов. Продолжительность увлажнения определялась способностью побега поглощать воду.

Средняя квадратическая ошибка средней величины интенсивности дыхания, определенная в специально поставленных опытах при работе обоими методами определения дыхания, не превышала 5%.

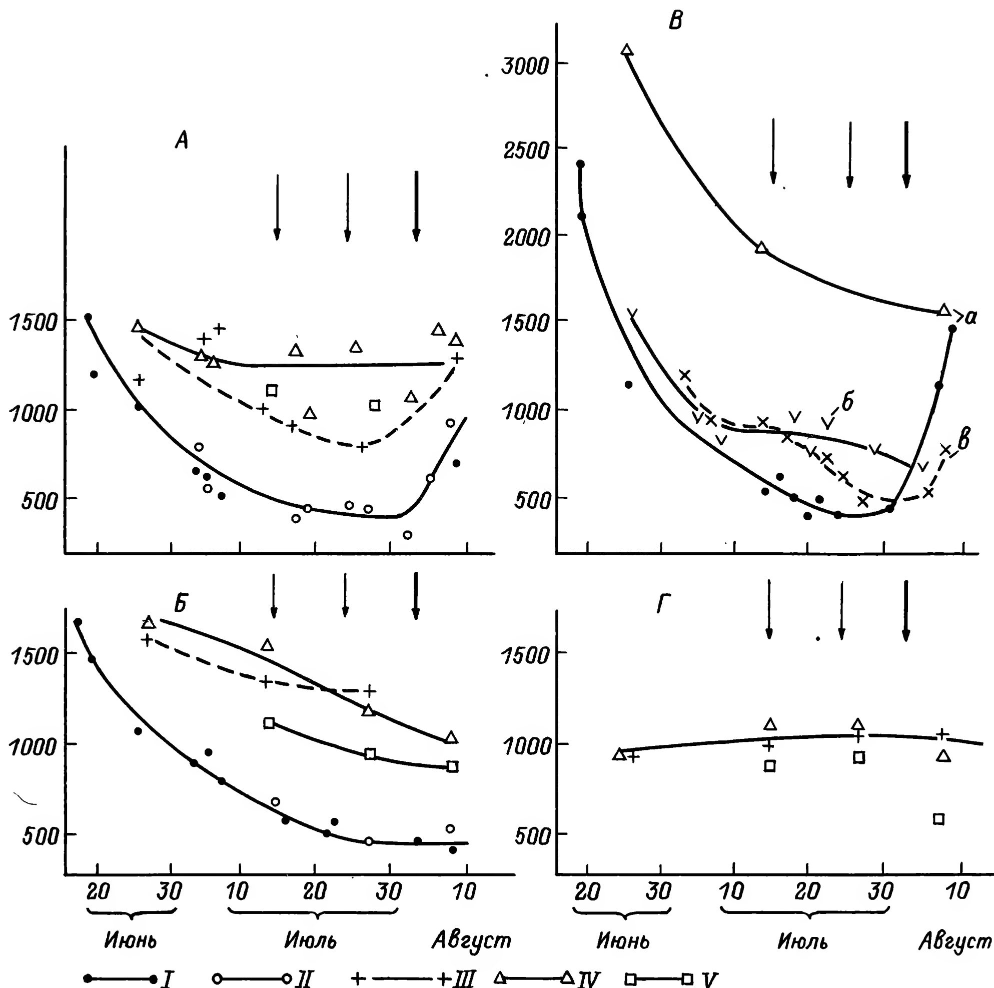


Рис. 1. Сезонное изменение дыхательной способности растений баглурово-ковылькового сообщества.

А — *Stipa gobica*; *Б* — *Anabasis brevifolia*; *В*: *а* — *Ajania fruticulosa*, *б* — *Reaumuria songarica*, *в* — *Lagochilus ilicifolius* (*б*, *в* — с контрольного выпасаемого участка); *Г* — *Carex duriuscula*. Варианты опыта: *I* — контроль выпасаемый (без ограждения), *II* — контроль заповедный, *III* — полив, *IV* — полив с внесением азота, *V* — полив с внесением суперфосфата. По осям абсцисс — календарные даты; по осям ординат — дыхательная способность при 21 °C, мкл O_2/г сух. массы·ч. Вертикальные стрелки — время выпадения осадков (жирные стрелки — ливневые осадки, 12 мм).

Содержание воды в дышащих побегах определяли весовым методом и выражали в процентах на сырую массу, содержание азота — по Кьельдалю с предварительным осаждением белка по Барнштейну (Вальтер и др., 1957).

Результаты и обсуждение

На рис. 1 приведены данные, характеризующие вегетационные изменения дыхательной способности (ДС) изученных видов растений. Типичная форма кривой сезонного хода ДС (когда в течение лета по мере старения растения происходит постепенное уменьшение этого показателя, а самые низкие его величины наблюдаются в конце сезона) получена не во всех случаях. Такой тип кривой на контрольных участках без полива имел место только у суккулентов *Anabasis brevifolia* и *Reaumuria songarica* (рис. 1, *Б, В, б*). Вегетационные

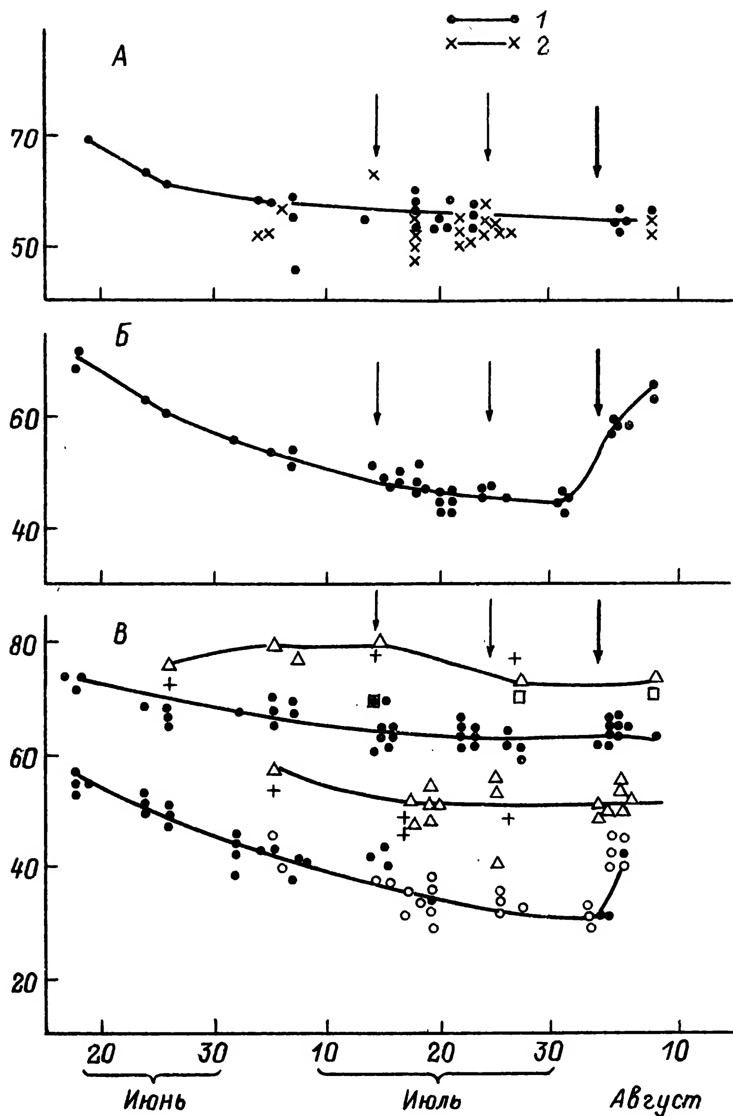


Рис. 2. Сезонное изменение содержания воды в побегах растений баглурово-ковылькового сообщества.

А — *Reaumuria songarica* (*1*), *Lagochilus ilicifolius* (*2*); *Б* — *Ajania fruticulosa* (*А*, *Б* — с контрольного выпасаемого участка *1*); *В* — *Anabasis brevifolia* (две верхние кривые) и *Stipa gobica* (две нижние кривые) с контрольных и опытных участков с поливом и внесением удобрений. По осям абсцисс — календарные даты; по осям ординат — содержание воды, % на сыр. массу. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

изменения ДС у других растений с контрольного участка — *Stipa gobica, Ajania fruticulosa* и *Lagochilus ilicifolius* — несколько иные. После выпадения ливневых осадков 4 августа 1988 г. (12 мм) ДС этих растений возросла, причем у *Ajania fruticulosa* усиление ДС выражено особенно резко (рис. 1, *В*, *а*). Дыхание побегов у *Ajania fruticulosa*, по-видимому, более чувствительно к недостатку воды, чем у *Stipa gobica* и *Lagochilus ilicifolius*. С этой точки зрения такой тип кривой сезонного хода ДС является отражением напряженности водоснабжения растения.

Увеличение ДС у названных растений в ответ на обильное увлажнение почвы происходило на фоне повышения оводненности дышащих побегов. Действительно, вегетационные изменения ДС в основном следовали за изменением содержания воды в побегах в течение сезона (рис. 2). Каждая точка на этом графике является результатом 2—5 определений содержания воды в побегах.

Самые первые измерения интенсивности дыхания были сделаны в середине июня на побегах растений *Stipa gobica, Anabasis brevifolia* и *Ajania fruticulosa* с контрольного неогражденного участка *I* (рис. 1), в результате получены максимальные величины их ДС — 1500, 1700 и 2400 мкл O_2/г сух. массы ч соответственно. В условиях крайнего водного стресса, если ориентироваться на минимальную оводненность побегов (конец июля—начало августа до ливня), ДС этих видов выравнивалась и составляла в среднем около 400 мкл O_2 (рис. 1, *А—В*), представляя собой дыхание на поддержание, так как все ростовые процессы у названных растений в это время угнетены.

При пересчете дыхания поддержания на 1 мг белка получили следующие величины ДС: для *Stipa gobica* — 3.04, для *Anabasis brevifolia* — 6.14, для *Ajania fruticulosa* — 3.33 мкл O_2 в 1 ч. Иными словами, энергетические затраты на поддержание 1 мг белка у *Anabasis brevifolia* — C_4-CAM-растения — в 2 раза выше, чем у *Stipa gobica* и *Ajania fruticulosa*, имеющих C_3-фотосинтетический метаболизм.

Этот результат интересен с точки зрения энергетического участия дыхания в осуществлении САМ-фотосинтеза. Известно, например, что декарбоксилирование кислот в листьях ананаса на свету зависит от фотодыхания (Moradshahi et al., 1977). По мнению А. Т. Мокроносова (1983), дыхание в САМ-фотосинтезе у суккулентных растений обеспечивает функциональное взаимодействие фототрофных и гетеротрофных клеток. Можно предположить, что более высокие величины дыхания поддержания на 1 мг белка у суккулента *Anabasis brevifolia* определяются потребностью в дополнительных энергетических затратах дыхания для обеспечения САМ-фотосинтеза в условиях высокой дифференциации тканей ассимилирующих органов.

К сожалению, нам не известны ни ростовые характеристики, ни содержание белка у *Reaumuria songarica*. Однако определение интенсивности дыхания показало, что при крайнем водном стрессе величина ДС у *Reaumuria songarica* в 2 раза превышает таковую у *Stipa gobica*, *Anabasis brevifolia* и *Ajania fruticulosa* (рис. 1). Высокий уровень дыхательного газообмена свидетельствует о том, что *Reaumuria songarica* как типичный солерос переносит засуху легче, чем вышеназванные растения. Даже при сильной засухе дыхание *Reaumuria*

ТАБЛИЦА 2

Соотношение дыхательной способности и видимой интенсивности фотосинтеза ассимилирующих побегов *Anabasis brevifolia* и *Reaumuria songarica* при разном содержании в них воды

Виды	Показатели			
	СВ	ДС	ВИФ	ДС/ВИФ
Anabasis brevifolia	60	0.53	0.8	0.66
	65	1.20	3.0	0.40
	70	1.88	6.0	0.31
	75	2.55	9.5	0.26
Reaumuria songarica	50	1.49	3.6	0.41
	55	2.25	7.0	0.32
	60	3.02	10.5	0.29

Примечание. СВ — содержание воды в побегах растений, % на сыр. массу; ДС — дыхательная способность, мг CO_2/г сух. массы · ч при ДК = 1.0; ВИФ — видимая интенсивность фотосинтеза, мг CO_2/г сух. массы · ч. ВИФ у *Anabasis brevifolia* рассчитана по величинам потенциальной интенсивности фотосинтеза (ПИФ) с использованием соотношения ПИФ/ВИФ (Слемнев, 1988, 1989). Величины ВИФ *Reaumuria songarica* приведены по неопубликованным данным Н. Н. Слемнева, которые он любезно предоставил в наше распоряжение.

songarica, по-видимому, включает помимо дыхания поддержания и ростовую составляющую.

При сопоставлении величин соотношения ДС и видимой интенсивности фотосинтеза (ВИФ), определенной кондуктометрическим методом у *Reaumuria songarica* и *Anabasis brevifolia* (табл. 2), установлено, что в условиях оптимального водоснабжения углеродный баланс в расчете на единицу сухой массы в 1 ч у этих 2 видов складывается одинаково. *Reaumuria songarica* имеет преимущество перед *Anabasis brevifolia* только при таком минимальном содержании воды в побеге, когда фотосинтез уже значительно подавлен из-за недостатка воды. Так, величина ДС/ВИФ у *Reaumuria songarica* при 50%-й оводненности составляет 0.41, а у *Anabasis brevifolia* при 60%-й оводненности — 0.66. Однако у последнего вида как C_4-САМ-растения в условиях крайней засухи способность к темновой фиксации углекислого газа повышается в большей степени, чем у *Reaumuria songarica*, о чем свидетельствуют наши данные об изменении величины соотношения CO_2/O_2 темнового газообмена у этих растений (Леина, 1993).

Полив и внесение удобрений вызвали не только увеличение, но и изменение типа сезонного хода ДС у растений. Так, у *Stipa gobica* в вариантах *IV* и *V* дыхательная способность побегов в течение всего периода измерения дыхания изменялась незначительно (рис. 1, *А*). Стабильной в течение сезона была ДС у *Carex duriuscula* во всех 3 вариантах с поливом (рис. 1, *Г*). Исключение составило довольно резкое снижение ДС у *Carex duriuscula* на участке *V* в последний срок определения дыхания. Однако это снижение ДС связано с подсыханием растений, так как в варианте *V* не было четвертого полива. На участке без полива *Carex duriuscula* практически не встречалась, поэтому для этого вида контрольный вариант определения ДС отсутствует. Вполне возможно, что постоянство ДС у *C. duriuscula* в течение сезона на всех участках с оптимальным водоснабжением, как и у *Stipa gobica* в варианте *IV*, объясняется образованием новых побегов, которые визуально не отделить от более старых, в результате чего происходит «омоложение» пробы дышащего материала.

Величина ДС у *Ajania fruticulosa* на трансекте *IV*, превышающая таковую в контроле более чем в 3 раза, в течение периода измерения дыхания довольно резко снижалась (рис. 1, *В, а*). Это снижение значения ДС, по-видимому, связано со старением побегов (типичная форма кривой сезонной динамики ДС), поскольку содержание воды в побегах *Ajania fruticulosa* на участке *IV* было оптимальным — 67—71%. Величины ДС у *Ajania fruticulosa* в контроле и в варианте *IV* выравнивались только после ливня, когда оводненность побегов *Ajania fruticulosa* в контроле достигала 65%.

Что же касается влияния на дыхание растений внесения удобрений, то здесь мы не получили четкой разницы между вариантами. Можно отметить лишь тенденцию к увеличению ДС у *Stipa gobica* в вариантах *IV* и *V* по сравнению с обычным поливом (участок *III*); в то же время внесение азота совсем не отразилось на ДС у *Anabasis brevifolia*, а внесение фосфора вызвало даже некоторое ее снижение (рис. 1, *А, Б*).

Итак, анализ вегетационных изменений ДС растений баглурово-ковылькового сообщества показал, что отчетливо выраженная связь существует только между дыханием и обеспеченностью растения водой. Старение побегов здесь также имеет значение, но выделить влияние возрастного фактора в условиях водного стресса при таком экспериментальном подходе довольно трудно.

В опытах с предварительным искусственным увлажнением побегов, когда интенсивность дыхания измеряли у неувлажненных и увлажненных побегов, взятых в один и тот же день, возрастное влияние исключено. На рис. 3 представлены результаты опытов, выполненных на доминантных растениях и *Ajania fruticulosa*. Максимальная скорость поглощения воды из 3 изученных в этом отношении видов наблюдалась у *Ajania fruticulosa* (рис. 3, *В*). Оводненность

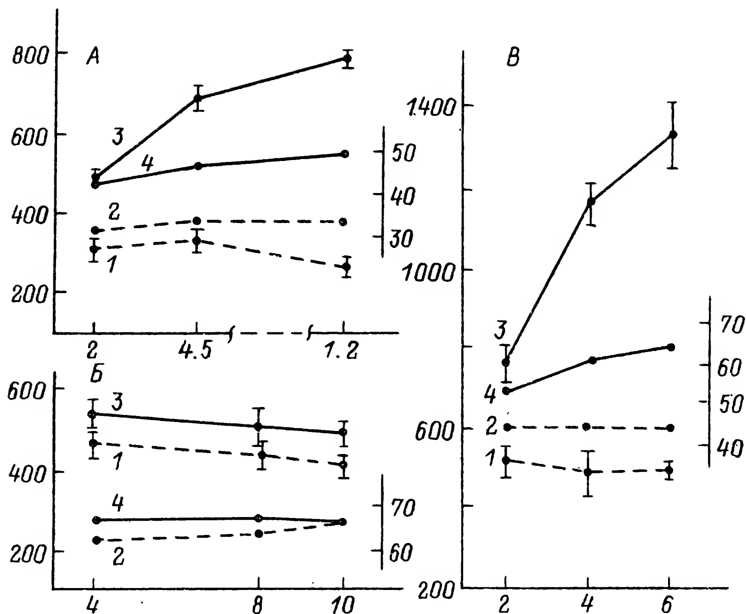


Рис. 3. Изменение дыхательной способности (ДС) и содержания воды (СВ) у побегов растений в опытах с предварительным увлажнением.

А — *Stipa gobica*; *Б* — *Anabasis brevifolia*; *В* — *Ajania fruticulosa*. Контрольные побеги без увлажнения: *1* — ДС, *2* — СВ; предварительно увлажненные побеги: *3* — ДС, *4* — СВ. По осям абсцисс — время, ч; по осям ординат: слева — ДС, мкл O_2/г сух. массы·ч, 21 °С; справа — СВ, % на сыр. массу.

побегов увеличивалась у *Ajania fruticulosa* за 6 ч на 20%, у *Stipa gobica* за 12 ч — на 8%, а у *Anabasis brevifolia* 10-часовое выдерживание во влажной камере практически не повлияло на изменение содержания воды в побегах. Способность растений поглощать воду сказалась и на изменении их ДС. Самое резкое усиление ДС наблюдалось у *Ajania fruticulosa*, затем у *Stipa gobica*. Величина ДС у *Anabasis brevifolia* возросла за первые 4 ч лишь на 20%, и такая разница опыта по сравнению с контролем сохранялась в течение всего периода измерений.

К настоящему времени относительно вопроса зависимости дыхания от оводненности листа в литературе сложилось вполне определенное мнение, что усиление ИД при водном стрессе свойственно в основном мезо- и гигрофитам (Шматько, Жолкевич, 1989), а ксерофиты на обезвоживание реагируют по-разному (Iljin, 1923, 1957; Шефер, 1928; Жолкевич, 1968; Mooney, 1969; Hellmuth, 1971; Абдурахманов, Алексеева, 1975; Stocker, 1956, и др.). По мнению В. С. Ильина (Iljin, 1957), тип реакции дыхания ксерофита зависит от степени обезвоживания растения: снижение ИД происходит тогда, когда содержание свободной воды резко уменьшается и остается лишь вода в связанной форме. Усиление дыхания при обезвоживании O. Stocker (1956) рассматривает как свидетельство активной приспособительной реакции растения в условиях засухи — это так называемая реакционная фаза приспособления.

Если вернуться к нашим данным, полученным на *Stipa gobica* (рис. 4), растущем на участке *IV* и имеющем оводненность побегов около 50%, то можно отметить, что постепенное увеличение ДС у *Stipa gobica* в течение дня в этом варианте, вероятнее всего, будет свидетельствовать в пользу гипотезы Stocker. В то же время *Stipa gobica*, взятый с контрольного неполивного участка, в силу обезвоживания, достигающего своего максимума, уже не способен откликаться на возрастающую в течение дня

напряженность внешних факторов активизацией метаболизма. Дневное изменение значения ДС у *Stipa gobica* в этом варианте в основном определялось содержанием воды во взятых для измерения интенсивности дыхания пробах растительного материала. Минимальные величины ДС получены при СВ 29%, максимальные — при СВ 37%.

Возникает вопрос, какой силы достигает водный стресс в баглурово-ковыльковом сообществе в период летней засухи? Если судить по ответной реакции *Ajania fruticulosa* и *Stipa gobica* с контрольного участка на выпадение ливневых осадков (резкое усиление ДС), о чем было сказано выше, то можно говорить о сильном стрессе. Об этом свидетельствуют также отсутствие прироста фитомассы и задержка развития у *Stipa gobica*. На участках с поливом и внесением удобрений *Stipa gobica* колосится, тогда как в контроле он находится в вегетативной фазе. На развитие суккулента *Anabasis brevifolia* засуха не оказывала влияния: на всех участках он находился в фазе цветения, но рост этого вида в контроле был значительно угнетен. Так, 27 июля сырая масса одного ассимилирующего побега *Anabasis brevifolia* в варианте *IV* составила 938 ± 112, на контрольном огражденном участке — 150 ± 5.1, на контрольном участке без ограждения — 97.6 ± 2.7 мг.

На фоне общего усугубления засухи в течение сезона напряженность водного стресса, конечно, не была постоянной. Это связано с чередованием светлого и темного периодов суток, временным похолоданием, выпадением небольшого количества осадков и, как результат, повышением относительной влажности воздуха. Поглощение конденсационной влаги надземными частями растения, которое может служить одним из способов приспособления пустынных растений к почвенной и атмосферной засухе (Свешникова, Бобровская, 1970; Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990), почти не отразилось на величине ДС. Только для вида *Ajania fruticulosa*, который выделялся среди изученных нами растений своей повышенной чувствительностью к увлажнению, удалось получить некоторое увеличение ДС в ответ на подъем относительной влажности воздуха.

Хотя о связи дыхания и оводненности растения в литературе накоплен большой материал, результаты работ, выполненных разными авторами, трудно сопоставимы. С одной стороны, прав В. Н. Жолкевич (1968 : 33), который подчеркивал, что «...универсальной, однотипной для всех разнообразных случаев водного дефицита физиологической реакции не существует». С другой стороны, сравнивать результаты трудно из-за отсутствия стандарта в методических подходах к изучению зависимости дыхания от содержания воды. Это касается главным образом способа выражения оводненности дышащего растительного материала. Как правило, абсолютные интенсивности ды-

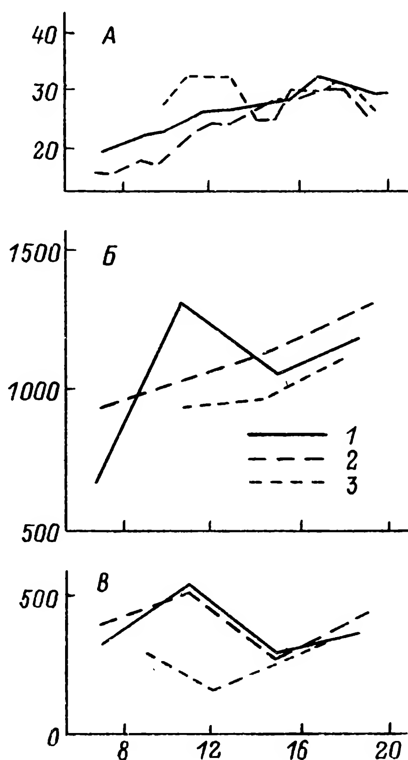


Рис. 4. Дневная динамика дыхательной способности (ДС) у побегов *Stipa gobica*.

А — температура воздуха; *Б* — растения с участка *IV*; *В* — растения с контрольного выпасаемого участка *I*. Дата проведения опыта: *1* — 17 июля, *2* — 19 июля, *3* — 3 августа. По осям абсцисс — время, ч; по осям ординат: *А* — температура, °С; *Б*, *В* — ДС, мкл O_2/г сух. массы·ч, 21 °С.

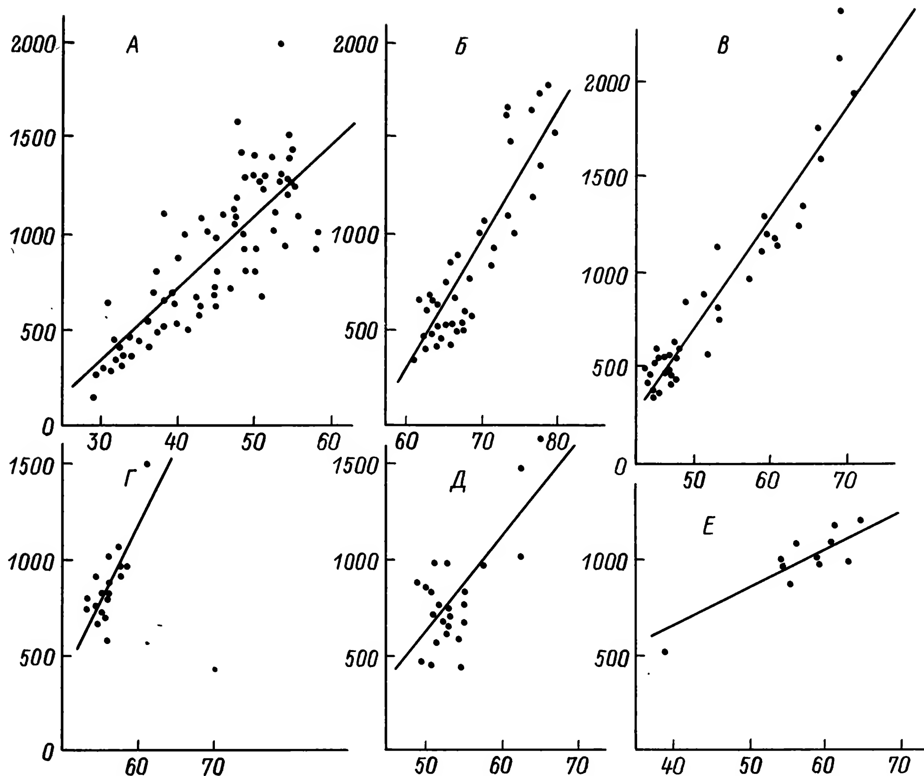


Рис. 5. Зависимость дыхательной способности (ДС) от содержания воды (СВ) в побегах у растений баглурово-ковылькового сообщества.

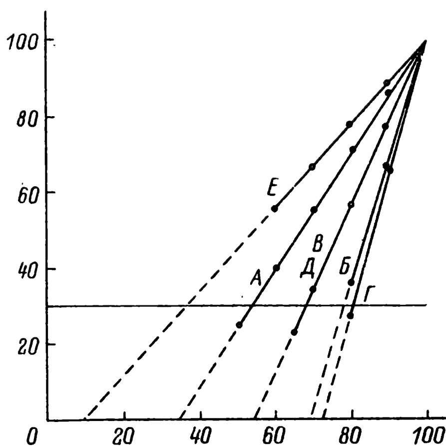
А — *Stipa gobica*: $r = 0.99 \pm 0.02$, $y = 36.8x - 766$; *Б* — *Anabasis brevifolia*: $r = 0.97 \pm 0.04$, $y = 68.6x - 3845$; *В* — *Ajania fruticulosa*: $r = 0.94 \pm 0.06$, $y = 58.8x - 2249$; *Г* — *Reaumuria songarica*: $r = 0.68 \pm 0.18$, $y = 78.1x - 3536$; *Д* — *Lagochilus ilicifolius*: $r = 0.71 \pm 0.15$, $y = 49.5x - 1869$; *Е* — *Carex duriuscula*: $r = 0.89 \pm 0.15$, $y = 20x - 148$. По осям абсцисс — СВ, % на сыр. массу; по осям ординат — ДС, мкл O_2/г сух. массы·ч, 21 °С.

хания сопоставляются с относительным СВ, выраженным в процентах или от исходного (Абдурахманов, Алексеева, 1975), или от максимального содержания, достигнутого при искусственном насыщении листа водой (Mooney, 1969). Однако возможность сопоставления реакции дыхания на обезвоживание у растений разных видов и экологических групп значительно увеличится, если ДС «привязать» к природной полевой оводненности растения и узнать пределы изменения СВ в растении (органе) в данном месте произрастания. Содержанием воды в дышащем органе при таком подходе может быть охарактеризована глубина водного стресса растения. Более того, одновременное определение ДС и СВ в растении является наиболее простым, если не единственным, способом связать дыхание с фотосинтезом и транспортом метаболитов для изучения дыхания как части продукционного процесса, так как в период летней засухи под контролем водного режима находятся все звенья метаболизма растения.

Для количественной оценки силы взаимосвязи дыхательной способности и содержания воды в побеге на основании всех данных, полученных в течение сезона при всех условиях обитания растений, рассчитаны коэффициенты прямолинейной корреляции *r* (рис. 5). Оказалось, что между ДС и оводненностью побегов существует тесная прямолинейная связь, о чем свидетельствуют высокие величины коэффициентов корреляции, особенно у 3 наиболее изученных в этом отношении видов — *Stipa gobica*, *Anabasis brevifolia* и *Ajania fruticulosa*.

Рис. 6. Взаимосвязь относительных величин дыхательной способности (ДС) и содержания воды (СВ) у побегов растений баглурово-ковыльковото сообщества.

По оси абсцисс — относительные величины СВ, % от максимальной; по оси ординат — относительные величины ДС, % от максимальной.



Для остальных приведенных на рис. 5 видов получены более низкие величины *r*.

Каждому виду растения свойственны свои количественные соотношения ДС и СВ, обусловленные его генотипом. Величину ДС, соответствующую некоторому значению СВ в побеге растения, можно рассчитать с помощью приведенных в подписи к рис. 5 уравнений.

Если максимальные величины ДС на рис. 5 для некоторых видов получены с применением искусственного увлажнения, о чем было сказано выше, то самые низкие ДС соответствуют тому естественному содержанию воды в побегах, которое имело место в условиях крайнего водного стресса. Можно думать, что в текущем сезоне не было более низких величин изучаемых показателей. Дальнейшее снижение ДС при искусственном подсушивании побегов мы не проводили, так как работа такого рода имеет свои особенности. Известно, что у некоторых видов растений различных жизненных форм не удалось вызвать потерю воды клетками ассимилирующих органов даже при высокой температуре и длительной экспозиции. Изменение (усиление или снижение) дыхания у таких растений во время опыта не было связано с содержанием воды в клетках (Семихатова, Алексеева, 1979).

При сопоставлении относительных величин ДС и оводненности (рис. 6), когда за 100% были приняты максимальные величины этих показателей, получен интересный результат: независимо от вида растения и степени обезвоживания величина ДС у изученных видов на контрольном участке без полива составила около 30% от первоначальной, принятой за 100%. Напомним, что у вида *Carex duriuscula*, который, как наименее засухоустойчивый, на участке без полива почти не встречался, измерение интенсивности дыхания в этих условиях не проводили.

По углу наклона прямых, отражающих взаимосвязь относительных величин ДС и СВ, можно судить о скорости «сбрасывания» дыхания при подсыхании ассимилирующих органов растений разных видов в период летней засухи. Максимальная скорость снижения ДС при обезвоживании побегов получена для суккулентов: их ДС достигала 30%-го уровня при уменьшении СВ всего лишь на 20%. Самая низкая скорость снижения дыхания наблюдалась у *Carex duriuscula*. При экстраполяции прямой, построенной для *Carex duriuscula*, показано, что до 30%-го уровня ДС у этого растения могла бы снизиться, если бы оно потеряло 60% воды. Остальные 3 вида — *Stipa gobica, Ajania fruticulosa* и *Lagochilus ilicifolius* — по скорости снижения интенсивности дыхания занимают промежуточное положение. Можно предположить, что для изученных нами видов характерна обратная связь между скоростью снижения ИД при обезвоживании и засухоустойчивостью растения. Суккуленты, как наиболее приспособленные по своей анатомо-морфологической природе к аридным условиям растения (Гамалей, Шийрэвдамба, 1988), обладают еще одним (уже функциональным) преимуществом: у них по сравнению с ксероморфными травянистыми растениями в результате более быстрого снижения дыхания при

обезвоживании сокращается расходная статья углеродного баланса, что играет положительную роль в процессе накопления сухого вещества.

Итак, при изучении дыхания растений баглурово-ковылькового сообщества пустынной степи Монголии в период летней засухи выявлено, что между дыхательной способностью и содержанием воды в побегах существует линейная связь с высоким коэффициентом положительной корреляции. Полученные результаты подтверждают закон действия лимитирующих факторов в стрессовых условиях. На основании фактических данных были выведены уравнения линейной регрессии, позволяющие по содержанию воды в побегах рассчитать соответствующую ей дыхательную способность. В целом для суккулентов характерно более резкое снижение дыхания при обезвоживании, чем для ксерофитных растений, не относящихся к суккулентам. Вполне возможно, что скорость сбрасывания дыхания при обезвоживании может служить одним из показателей засухоустойчивости растения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абдурахманов А., Алексеева Л. Н. Зависимость дыхания пустынных растений от водообеспеченности тканей // Физиология и биохимия дикорастущих кормовых растений Узбекистана. Ташкент, 1975. С. 127—139.

Алексеева Л. Н. Связь дыхания с продуктивностью *Salsola orientalis* в Юго-Западных Кызылкумах // Проблемы освоения пустынь. 1982. № 5. С. 58—63.

Вальтер О. А., Пиневич Л. М., Варасова Н. Н. Практикум по физиологии растений с основами биохимии. 3-е изд. М.—Л., 1957. 341 с.

Гамалей Ю. В., Мокроносов А. Т. Структура и фотосинтетический метаболизм // Пустыни Заалтайской Гоби: характеристика растений-доминантов. Л., 1988. С. 87—98.

Гамалей Ю. В., Шийрэвдамба Ц. Структурные типы пустынных растений // Там же. С. 45—66.

Жолкевич В. Н. Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. М., 1968. 230 с.

Куперман И. А., Хитрово Е. В. Дыхательный газообмен как элемент продукционного процесса растений. Новосибирск, 1977. 183 с.

Леина Г. Д. Отношение CO_2/O_2 и динамика темнового газообмена у растений баглурово-ковылькового сообщества пустынной степи Монголии в период летней засухи // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 12. С. 117—128.

Мокроносов А. Т. Экологические аспекты метаболизма CO_2 в процессе фотосинтеза // Комплексная характеристика пустынных экосистем Заалтайской Гоби (на примере пустынного стационара и Большого Гобийского заповедника). Пущино, 1983. С. 50—52.

Свешникова В. М., Бобровская Н. И. Водный дефицит и абсорбция водных паров надземными частями у растений Каракумов // Проблемы освоения пустынь. 1970. № 5. С. 30—36.

Семихатова О. А. О некоторых особенностях кислородного дыхания у растений высокогорий Памира // Тр. БИН АН СССР. Сер. 4. Экспериментальная ботаника. 1953. Вып. 9. С. 132—154.

Семихатова О. А., Алексеева Л. Н. Некоторые итоги изучения дыхания пустынных растений // Экология. 1979. № 3. С. 13—22.

Слемнев Н. Н. Роль экологических исследований фотосинтеза в системе комплексного изучения растительности // Пустыни Заалтайской Гоби: характеристика растений-доминантов. Л., 1988. С. 135—187.

Слемнев Н. Н. Об информационных возможностях потенциальной интенсивности фотосинтеза // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л., 1989. С. 14—26.

Шереметьев С. Н., Жаргалсайхан Л. Экология водного режима степных растений Монголии. Л., 1990. 110 с.

Шефер Е. Я. Зависимость выделения CO_2 от завядания у растений различных экологических групп // Изв. Саратовск. гос. ин-та сельского хозяйства и мелиорации. 1928. Вып. 4. С. 261—280.

Шматько И. Г., Жолкевич В. Н. Влияние водного режима на метаболизм и продуктивность растений // Водный обмен растений. М., 1989. С. 176—199.

Binet P. Action du climat désertique sur le dévelopment, la forme, la structure et le métabolisme de *Zilla macroptera* Coss. // Rev. gener. bot. 1955. Vol. 62. N 735. P. 245—318.

Guttenberg H. von., Buhr H. Studien über die Assimilation und Atmung mediterraner Macchiapflanzen während der Regen- und Trockenzeit // Planta (Berl.). 1935. Bd 24. S. 163—265.

Harder R., Filzer P., Lorenz A. Über Versuche zur Bestimmung der Kohlensäureassimilation immergrüner Wüstenpflanzen während der Trockenzeit in Beni Unif (Algerische Sahara) // Jahrb. wiss. Bot. 1932. Bd 75. S. 45—194.

Hellmuth E. O. A method of determining true values for photosynthesis and respiration under field conditions // Flora. 1967. Bd 157. H. 2. S. 265—286.

Hellmuth E. O. Eco-physiological studies on plants in arid and semiarid regions in Western Australia. I. Autecology of *Rhagodia baccata* (Labill.) Moq. // J. Ecol. 1968a. Vol. 56. N 2. P. 319—344.

Hellmuth E. O. Eco-physiological studies on plants in arid and semiarid regions in Western Australia. II. Field physiology of *Acacia craspedo-carpa* F. Muell. // J. Ecol. 1968b. Vol. 57. N 3. P. 613—634.

Hellmuth E. O. Eco-physiological studies on plants in arid and semiarid regions in Western Australia. III. Comparative studies on photosynthesis, respiration and water relations of ten arid zone and two semiarid zone plants under winter and late summer climatic conditions // J. Ecol. 1971. Vol. 59. N 1. P. 225—259.

Iljin W. S. Der Einfluss des Welkens auf die Atmung der Pflanzen // Flora. 1923. Bd 116. S. 379—391.

Iljin W. S. Drought resistance in plants and physiological processes // Ann. Rev. Plant Physiol. 1957. Vol. 8. P. 257—274.

Mooney H. A. Dark respiration of related evergreen and deciduous mediterranean plants during induced drought // Bull. Torrey Bot. Club. 1969. Vol. 96. N 5. P. 550—555.

Moradshahi A., Vines H. M., Black C. C. CO_2 exchange and acidity levels in detached pineapple *Ananas comosus* (L.) Merr. leaves during the day at various temperatures, O_2 and CO_2 concentration // Plant Physiol. 1977. Vol. 59. N 2. P. 274—278.

Stocker O. Die Dürreresistenz // Handb. Pflanzenphysiol. 1956. Bd III. S. 696—741.

Stocker O. Der Wasser- und Photosynthesehaushalt von Wüstenpflanzen der südalgerischen Sahara. II. Tagesserien // Flora. 1974a. Bd 163. H. 1/2. S. 89—142.

Stocker O. Der Wasser- und Photosynthesehaushalt von Wüstenpflanzen der südalgerischen Sahara. III. Jahresgang und Konstitutionstypen // Flora. 1974b. Bd 163. H. 6. S. 480—529.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 1 XII 1993

SUMMARY

The investigations have been conducted at the experimental station (1900 m above the sea level). Dominant plants *Stipa gobica, Anabasis brevifolia* and accompaning species *Reaumuria songarica, Ajania fruticulosa, Bassia dasyphylla* and others were studied. Dark respiration rate (RR) of assimilating shoots were measured using the device of I. A. Kuperman (1977) (at 21°C, in mkl O_2 g^{-1} dry wt. h^{-1}). It was shown that RR values and their changes during the season depend on the growth conditions and are species specific. There was a high positive correlation between the RR and the water content (WC) in the shoots. Equations of linear regression allowed to calculate the values of RR using corresponding values of WC. The relative RR of succulents decreased under dessication to a great degree than the relative RR of plants other than succulents. It was suggested that the rate of RR decrease under dessication may be an indicator of drought-resistance of plants; the drought-resistant species have most rapid inhibition of respiration during dessication. This high rate of RR-decrease may be favourable for the normalization of carbon balance of plant.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.579.2

Г. И. Родионенко

РОД *JUNO* (*IRIDACEAE*)

G. I. RODIONENKO. THE GENUS *JUNO* (*IRIDACEAE*)

Подтверждена правильность положений L. Trattinnick о самостоятельности рода *Juno*. Приведены сравнительный анализ признаков вегетативной и генеративной сферы видов родов *Iris*, *Juno* и новый вариант системы рода *Juno*.

По просьбе зарубежных коллег я еще раз вынужден выступить с доказательствами в пользу признания родовой самостоятельности юнон. Накопившаяся за последние годы информация по юнонам также нуждается в корректировке и доработке.

Не вдаваясь в таксономические подробности, отмечу, что первым признал родовую самостоятельность этого замечательного декоративного растения австрийский ботаник L. Trattinnick (1821 : 136), описавший юнону персидскую *Juno persica*. В моей монографии (Родионенко, 1961; Rodionenko, 1987) были охарактеризованы основные биологические и морфологические особенности юнон и дана первая система рода. Следует отметить, что большинством ботаников России и стран ближнего зарубежья, занимавшихся юнонами, признана родовая самостоятельность юнон. В западной ботанико-растениеводческой литературе, к сожалению, подобного пока не произошло (Furse, 1963, 1965; Innes, 1985, и др.). Как в садоводческих каталогах, так и в ботанической литературе юноны продолжают фигурировать под названием «ирисы». Исключение составляет богато иллюстрированная книга крупнейшего знатока декоративных растений F. Köhlein (1981), который полностью принял нашу систему рода *Iris*. В его книге, получившей широкое распространение в Западной Европе, юноны фигурируют в качестве самостоятельного рода. При исследовании флоры Ирана и Афганистана неоценимый вклад в познание юнон внесли B. Mathew, P. Wendelbo (1975).

Характерной и удивительной для наших дней особенностью является быстрый рост вновь описанных видов юнон. Если в капитальной сводке W. Dykes (1913) насчитывалось всего 20 видов юнон, то у А. И. Введенского (1935) только для флоры СССР упоминается уже 26 видов, в статье З. П. Бочанцевой (1966) — 51 вид, в моей сводке (Родионенко, 1977) — 46 видов, в монографии B. Mathew (1981) — 62 и, наконец, в готовящейся к изданию книге A. McMurtrie, посвященной юнонам, приводится 73 вида (личное сообщение).

Обратимся к рассмотрению признаков, подтверждающих эволюционно-генетическую обособленность юнон от видов, составляющих основу рода *Iris*.

Признаки генеративной сферы

Основным элементом, на основе которого создавалась искусственная система рода *Iris*, был, конечно, цветок. Свойственная ему так называемая

«ирисовидность» (наличие лепестковидных лопастей столбика), несомненно, была главной причиной присоединения видов юноны к типовому роду семейства касатиковых. Однако этот элемент сходства не может являться неоспоримым доказательством близкого родства юнон с ирисами, так как подобная особенность цветка свойственна и видам таких родов касатиковых, как *Gynandriris, Dietes, Morea, Xiphium, Hermodactylus.* Кроме того, в ирисовидности у сравниваемых цветков ириса и юнон имеются существенные различия. У юнон внутренние доли околоцветника недоразвиты, в процессе приспособительной эволюции они потеряли сигнальную функцию (привлечение опыляющих насекомых). Очень редко подобное прослеживается и у видов рода *Iris*, например у *Iris pseudacorus* L., *I. setosa* Pall. ex Link. Но у юнон внутренние доли околоцветника не только сильно редуцированы (см. таблицу-вклейку, *1в*), но и резко отогнуты книзу (исключение составляет *Juno cycloglossa*), тогда как у ирисов они занимают прямостоячее положение. В цветоводческой литературе за ними закрепился термин «standards» («знамена», «флаги»). Добавлю, что у сортовых японских ирисов «штандарты» иногда находятся в приспущенном положении, но это уже результат селекции.

Следует обратить особое внимание и на то, что у юнон в процессе приспособительной эволюции структурные изменения (в частности, и в сфере самого цветка) всегда отличаются от таковых у ирисов. У них, например, редукция внутренних долей околоцветника коррелирует с резким увеличением размера надрыльцевых гребней, полностью берущих на себя сигнальную функцию цветка, которая у их предковых форм выполнялась пластинками внутренних долей околоцветника. В сверхмощном развитии надрыльцевых гребней легко убедиться, взглянув на цветок *J. persica* или *J. planifolia.* Подобная коррелятивная зависимость у ирисов отсутствует.

Характерными элементами в цветках ириса, нередко используемыми в качестве секционного или даже подродового признака, являются бородки и гребни, расположенные по средней жилке пластинок наружных долей околоцветника. В цветках юнон бородки отсутствуют, но гребни хорошо представлены. Их форма у юнон во многих случаях входит в перечень диагностических признаков. Гребни в цветках юнон усиливают прочность пластинок. У некоторых юнон они выполняют даже сигнальную функцию цветка (например, у *J. wendelboi* гребень окрашен в золотисто-желтый цвет, контрастирующий с густо фиолетово-бордовой окраской отгиба наружных долей).

Семена у большей части ирисов очень четко отражают секционную или даже сериальную принадлежность видов. В отдельных случаях по структурным особенностям семян можно распознать их видовую принадлежность.

В процессе приспособительной эволюции у семян ирисов выработалась широкая гамма структурно-биологических особенностей, связанных с особенностями их распространения. У семян с гидрохорной спецификой сформировались четко выраженные воздухоносные полости; у видов, склонных к зоохории, возникли ослизняющиеся во время дождей семяпридатки; у семян ксерофитизированных видов развился четко заметный ариллус — признак мирмекохорности.

У семян юноны не прослеживается столь широкого эколого-приспособительного диапазона. Среди них также есть виды, семенам которых свойствен придаток, однако их ариллус не гомологичен ариллусу ирисовых семян.

Подчеркнем, что при рассмотрении не только семян, но и многих других элементов генеративной сферы сравниваемых растений прослеживаются сходные ряды параллельной изменчивости, но во всех случаях у юнон они проявляются своеобразно, и, если можно так сказать, им всегда сопутствует родовая специфика.

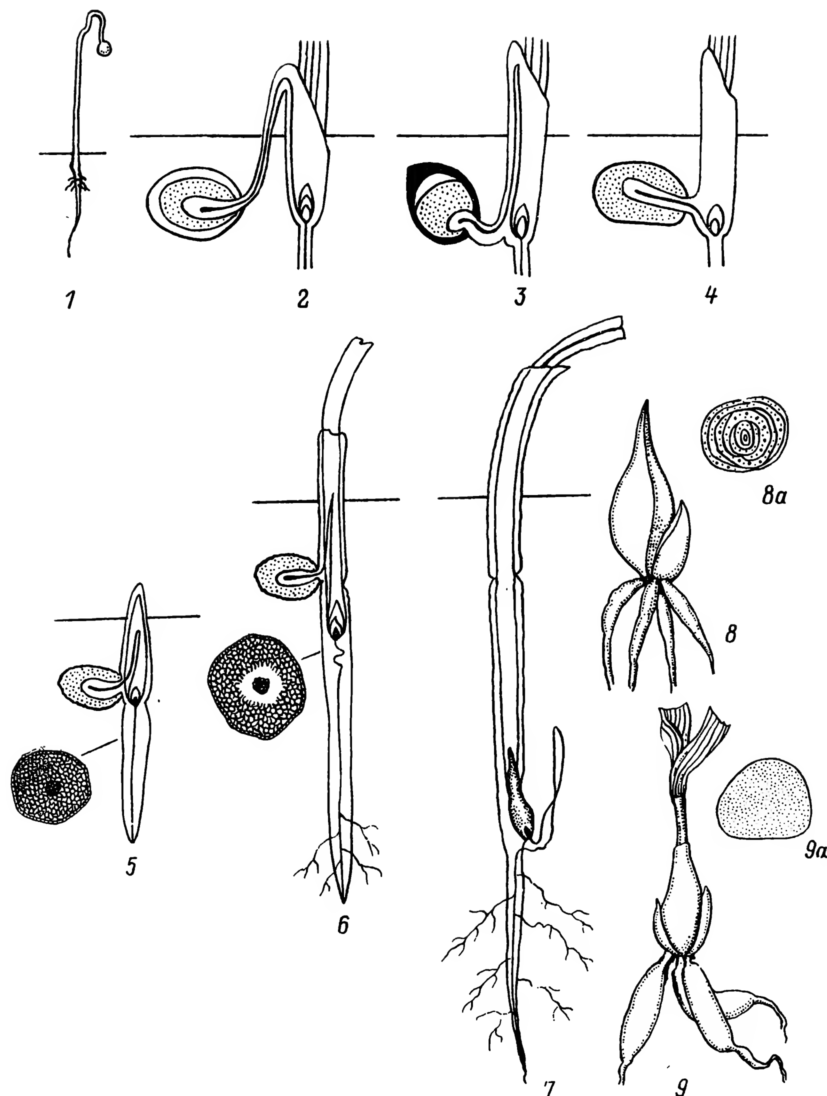
Из других элементов генеративной сферы особого внимания заслуживают структурно-биологические особенности пыльцевых зерен. В наших работах

(Родионенко, 1956, 1961; Родионенко, Бурова, 1970) и в работе W. Schulze (1971) имеется достаточно подробная их характеристика. Сравнивая путь структурных изменений, пройденный пыльцевыми зернами ирисов (особенно видами типовой секции) и юнон, следует сказать, что он был достаточно сложным. Наиболее существенным явилось то, что у многих видов шло утоньшение экзины с появлением на ее поверхности различных новообразований, явно рассчитанных на усиление энтомофильности. Происходило и изменение формы: продолговатая и эллипсоидальная заменялась округлой, шаровидной. Для нас важно то, что этот процесс, протекавший, видимо, достаточно интенсивно, у юнон носил специфический характер. Только у них возникла неповторимая и в какой-то степени уникальная для касатиковых модель экзины. Пыльцевые зерна у эволюционно продвинутых видов *Juno* внешне напоминают миниатюрные футбольные мячи с подвижными щитками, составляющими их оболочку. При прорастании пыльцевых зерен щитки, отодвигаясь друг от друга, резко увеличивают пространство для выхода пыльцевых трубок. Подобные пыльцевые зерна практически становятся ложнополикольпатными. С эволюционной точки зрения подобное новообразование, отсутствующее у видов рода *Iris*, не могло не иметь значительного биологического преимущества. Несколько схожи по строению пыльцевые зерна *Iris decora* Wall., но упомянутый вид по совокупности признаков Schulze (1969) выделил в род *Junopsis*. У этого вида есть и общие с юнонами особенности вегетативной сферы — редуцированное корневище и мясистые запасающие корни. Большой знаток флоры Средней и Центральной Азии Р. В. Камелин (1973) высказал весьма оригинальную мысль о наличии близкого родства между *Junopsis decora* и юнонами. Похожая мысль неоднократно возникала и у меня при анализе их пыльцевых зерен. В план наших исследований *Junopsis decora* включены и работы по гибридизации с видами рода *Juno*.

Признаки вегетативной сферы

Продолжим сравнительный анализ и остановимся на некоторых наиболее ярких особенностях сравниваемых объектов. Их удалось вскрыть при изучении онтогенеза ирисов и юнон. Такими особенностями в онтогенезе юнон являются отсутствующие у видов рода ирис физокаулия и сифоноризия.

Физокаулия, как показал опыт изучения онтогенеза, свойственна сравнительно небольшой группе видов рода *Juno*. Выражается она в том, что с переходом растений из виргинильной фазы в фазу полной зрелости функцию луковицы как кладовой запасных питательных веществ принимает на себя луковицеобразное вздутие базальной части цветоносного стебля. По окончании вегетации у типичных луковичных юнон (например, у юноны бухарской) цветоносный стебель отмирает по всей его длине. Запасающие вещества в период покоя у подобных видов сохраняются в чешуях луковицы и в системе утолщенных придаточных корней. У юнон, которым свойственна физокаулия (например, у *Juno nicolai*), цветоносный стебель по окончании вегетации отмирает не по всей длине. Его скрытая в почве базальная часть с отложившимися в ней питательными веществами остается живой до следующей вегетации. Наибольшая часть запасных питательных веществ у этих видов сохраняется в придаточных корнях с клубневидным вздутием. Следует подчеркнуть, что запасающие корни у этой группы юнон отличаются не только большей степенью вздутия, но и наличием в их апикальной части своеобразных утоньшений, «шеек». Им свойственны и качественные отличия: их мякоть по окончании вегетации обладает повышенной плотностью и бóльшим содержанием крахмала. При изучении этих юнон было отмечено, что



Проростки (*1—7*), луковица (*8*), клубневидное вздутие стебля (*9*).

1 — *Sisyrinchium bermudianum*; *2* — *Iris laevigata*; *3* — *I. lactea*; *4* — *I. spuria*; *5—7* — *Juno vicaria*; *8* — *J. bucharica*; *8а* — поперечный разрез луковицы; *9* — *J. nicolai*; *9а* — поперечный разрез клубневидного вздутия.

присутствие у них луковицеобразного вздутия коррелирует с наличием у семян четко заметного присемянника. Последнее и послужило основанием для выделения этой группы юнон в секцию *Physocaulon* (Родионенко, 1961).

Несомненно, что в процессе длительной адаптивной эволюции у видов этой секции произошла коренная перестройка структурно-биологических особенностей; это и привело к возникновению у юнон новой биоморфы, которая давала видам этой группы некоторые дополнительные преимущества при вегетации в жестких условиях пустыни. В упоминавшейся работе Камелина (1973) сделана первая попытка отразить возникновение новой для юнон биоморфы. Все луковичные виды юнон отнесены им к биоморфе луковично-кистекорневых

поликарпиков, тогда как виды секции *Physocaulon* — к стеблелуковично-кистекорневым поликарпикам.

Говоря о физокаулии, следует отметить, что это своеобразное и неповторимое у других видов семейства касатиковых явление по не ясным для нас причинам до самого последнего времени не приводилось в видовых диагнозах юнон, которым оно свойственно. Причин этого, как нам кажется, может быть две: или авторы, описывавшие те из видов юноны, которым свойственна физокаулия, пренебрежительно относились к анализу структурных особенностей их подземных органов, или же луковицеобразное вздутие основания стебля, будучи замаскированным сухими кроющими чешуями, с большой легкостью признавалось этими авторами за луковицу.

Сифоноризия — это еще одно явление, на которое также следует обратить особое внимание при характеристике вегетативной сферы юнон. Я обнаружил его при изучении ранних фаз развития проростка *Juno vicaria*. Только такой метод изучения развития проростков, при котором их фиксация производилась с перерывами в 10 дней, позволил раскрыть сущность характеризуемого явления (Родионенко, 1953). Для нас открытие сифоноризии было полной неожиданностью. Дело в том, что большинству видов семейства касатиковых свойственна резко выраженная (особенно на ранних стадиях развития) геофилия. У большинства исследованных нами до этого видов геофильность осуществлялась при помощи контрактильной деятельности первичных корней. Последнее свойственно очень многим видам родов *Iris, Xiphium, Crocus, Gladiolus, Tigridia, Freesia*. При анализе проростков у *Juno vicaria* наблюдается совершенно иная картина. У разновозрастных проростков, зафиксированных в 75%-м этиловом спирте, ясно прослеживалось погружение зачатка луковички в полость собственного первичного корня. Как видно из рисунка, *5, 7*, к определенному моменту развития проростка клетки мощно развитой первичной коры корня вокруг центрального цилиндра облитерируются, при этом сам центральный цилиндр и нижняя разветвленная питающая сфера корня продолжают нормально функционировать, а в образующуюся полость первичного корня интенсивно погружается зачаток формирующейся луковички. При этом основание первого листа в результате интеркалярного роста вталкивает луковичку в освобождающуюся полость корня, а центральный цилиндр (наподобие тонкого жгута) нередко наматывается на основание первого листа или на несомую им луковичку.

Таким образом, в процессе исследования проростковой фазы развития видов юноны впервые у однодольных растений была открыта особая, еще не известная ранее дополнительная функция первичного корня. Речь идет об удивительной слаженности процессов, происходящих в коре первичного корня и тканях первого листа проростка, в своей совокупности приводящих к использованию растением своего же собственного корня в качестве чехла, облегчающего перемещение зачатка луковицы в оптимальные для нее горизонты почвы. В отклике на наше сообщение W. Troll и H. Weber (1956) подтвердили новизну и оригинальность упомянутого явления.

Аналогичное явление в дальнейшем было мною обнаружено и у проростков *Colchicum speciosum* Stev. (к сожалению, материал не опубликован). Позднее у одного из видов этого же рода *Colchicum* J. Galil (1968) зафиксировал тот же тип использования проростком первичного корня. В его работе с большой тщательностью показан весь цикл процесса. М. В. Барановой (1982) схожее явление было обнаружено на проростках *Callochortus luteus* L. Для подобной функциональной особенности первичного корня в ранних фазах онтогенеза мною (Родионенко, 1970) был предложен термин «сифоноризия» (siphonorhizia).

Система рода юнона

Genus *Juno* Tratt.

1. Sect. *Juno*.
2. Sect. *Physocaulon* Rodion.
3. Sect. *Acanthospora* Rodion.
4. Sect. *Wendelboa* Rodion. sect. nov.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕКЦИЙ РОДА *JUNO*

1. Основание цветоносного побега луковицеобразно вздуто, по окончании вегетации не отмирает . . . . Sect. 2. *Physocaulon*
— Цветоносный побег без луковицеобразного вздутия, по окончании вегетации отмирает по всей длине . . . . 2.
2. Цветоносный побег ветвится, внутренние доли околоцветника развитые; пыльцевые зерна продолговатые, однобороздные . . . Sect. 4. *Wendelboa*.
— Цветонос не ветвится, пластинки внутренних долей околоцветника недоразвитые; пыльцевые зерна сферические . . . . 3.
3. Пыльцевые зерна сферические, с шиповатой экзиной . . . . Sect. 3. *Acanthospora*.
— Пыльцевые зерна сферические, с сетчато-ячеистой экзиной, рассеченной на щитки . . . . Sect. 1. *Juno*.

Sect. 1. *Juno*.

Луковица состоит из множества мясистых несросшихся чешуй. Цветоносный побег отмирает по всей длине. Пыльцевые зерна сфероидальные, ложномногобороздные, экзина распадается на множество обособленных щитков.

Тип: *Juno persica* (L.) Tratt. (*Iris persica* L. 1753, Sp. Pl.: 39).

Виды: *J. aitchisonii* (Baker, Klatt., *J. albomarginata* (Foster) Vved., *J. almaatensis* Pavl., *J. aucheri* (Baker) Klatt., *J. bucharica* (Foster) Vved., *J. capnoides* Vved., *J. caucasica* (Hoffm.) Klatt., **J. adomensis (Sealy) Rodion. comb. nov.** (*Iris edomensis* Sealy, 1950, Kew Bull. 1949 : 561), *J. fosteriana* (Aitch. et Baker) Rodion., **J. galatica (Siehe) Rodion. comb. nov.** (*Iris galatica* Siehe, 1905, Allgem. Bot. Zeitschr.: 115), **J. graeberiana (Sealy) Rodion. comb. nov.** (*Iris graeberiana* Sealy, 1950, Bot. Mag. 167: tab. 126), *J. hippolyti* Vved., **J. hymenospatha (Mathew et Wendelbo) Rodion. comb. nov.** (*Iris hymenospatha* Mathew et Wendelbo, 1975, Fl. Iran. 112 : 56), *J. inconspicua* Vved., *J. kuschakewiczii* (B. Fedtsch.) Poljak., *J. leptorhiza* Vved., *J. linifilia* (Regel) Vved., *J. linifoliformis* Chalkuziev, *J. magnifica* (Vved.) Vved., *J. marakandica* Vved., *J. microglossa* (Wendelbo) R. Kam., *J. narbutii* (O. Fedtsch.) Vved., *J. narynensis* (O. Fedtsch.) Vved., **J. nusairiensis (Mouterde) Rodion. comb. nov.** (*Iris nusairiensis* Mouterde, 1966, Nouv. Fl. Lib. Syr. 1 : 311), **J. odontostyla (Mathew et Wendelbo) Rodion. comb. nov.** (*Iris odontostyla* Mathew et Wendelbo, 1975, Fl. Iran. 112 : 54), *J. orchioides* (Carr.) Vved., *J. parvula* Vved., *J. persica* (L.) Tratt., **J. postii (Mouterde) Rodion. comb. nov.** (*Iris postii* Mouterde, 1966, Nouv. Fl. Lib. Syr. 1 : 309), *J. pseudocaucasica* (Grossh.) Rodion., **J. regis-uzziae (Feinburn) Rodion. comb. nov.** (*Iris regis-uzziae* Feinburn, 1978, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 37 : 75—78), **J. stenophylla (Hausskn. et Siehe) Rodion. comb. nov.** (*Iris stenophylla* Hausskn. et Siehe, 1900, Gard. Chron. ser. 3, 27 : 170, f. 55), *J. stockii* (Boiss.) Rodion., *J. subdecolorata* (Vved.) Vved., *J. tadshikorum* Vved., *J. tubergeniana* (Foster) Vved., *J. vicaria* Vved., *J. vvedenskyi* (Nevski ex Woronow) Vved., *J. warleyensis* (Foster) Vved., *J. willmottiana* (Foster) Vved.

Sect. 2. *Physocaulon* Rodion.

Луковица состоит из множества мясистых чешуй. Цветоносный побег у основания с клубневидным вздутием, сохраняющимся после отмирания цветоноса.

Тип: *Juno drepanophylla* (Aitch. et Baker) Rodion.

Ser. 1. *Physocaulon* (*Drepanophyllae* Rodion. 1961 : 208).

Цветоносный побег в период цветения имеет хорошо заметные междоузлия. Пыльцевые зерна округло-удлиненные, однобороздные (увеличенные), экзина состоит из двух равных частей.

Тип: *Juno drepanophylla* (Aitch. et Baker) Rodion.

Виды: *J. drepanophylla* (Aitch. et Baker) Rodion., *J. kopetdaghensis* Vved.

Ser. 2. *Rosenbachianae* Rodion.

Цветоносный побег недоразвит, в период цветения с сильно сближенными междоузлиями. Пыльцевые зерна сферические, ложномногобороздные, экзина распадается на множество обособленных щитков.

Тип: *Juno rosenbachiana* (Regel) Vved.

Виды: *J. rosenbachiana* (Regel) Vved., *J. baldschuanica* (B. Fedtsch.) Vved., *J. nicolai* Vved., *J. popovii* Vved., *J. cabulica* (Gilli) R. Kam., **J. carterorum (Mathew et Wendelbo) Rodion. comb. nov.** (*Iris carterorum* Mathew et Wendelbo, 1975, Fl. Iran. 112 : 68), **J. doabensis (Mathew) Rodion. comb. nov.** (*Iris doabensis* Mathew, 1972, Bot. Mag. 179: tab. 620), **J. platyptera (Mathew et Wendelbo) Rodion. comb. nov.** (*Iris platyptera* Mathew et Wendelbo, 1975, Fl. Iran. 112 : 66), **J. xanthochlora (Wendelbo) Rodion. comb. nov.** (*Iris xanthochlora* Wendelbo, 1969, Bot. Not. 122 : 205), **J. porphyrochrysa (Wendelbo) Rodion. comb. nov.** (*Iris porphyrochrysa* Wendelbo, 1969, Bot. Not. 122 : 204), **J. wendelboi (Grey-Wilson et Mathew) Rodion. comb. nov.** (*Iris wendelboi* Grey-Wilson et Mathew, 1974, Kew Bull. 29, 1 : 72), *J. zaprjagajewii* N. Abramov.

Sect. 3. *Acanthospora* Rodion.

Луковица состоит из множества мясистых чешуй. Цветоносный побег без клубневидного вздутия, отмирает при окончании вегетации по всей длине. Пыльцевые зерна сфероидальные, многобороздные, экзина с бугорчатой, тупошиповатой скульптурой.

Тип: *Juno planifolia* (Mill.) Z. Botsch.

Виды: *J. palestina* Klatt., *J. planifolia* (Mill.) Z. Botsch.

Sect. 4. Wendelboa Rodion. sect. nov.

Bulbus e squamis multis carnosis constans. Radices tenues. Caulis 20—40 cm altus, internodiis longis visibilibus distinctis. Perigonii segmenta interiora bene evolutio normalis. Grana pollinis orbiculari-elongata, monocolpata, exinio e dimidiis aequimagnis constituto (sub lente viso).

Луковица состоит из множества мясистых чешуй. Корни тонкие. Цветоносный побег 20—40 см выс., с хорошо заметными междоузлиями. Внутренние доли околоцветника развиты нормально. Пыльцевые зерна округло-удлиненные, однобороздные (увеличенные), экзина состоит из двух равных частей.

Тип: **Juno cycloglossa (Wendelbo) Rodion. comb. nov.** (*Iris cycloglossa* Wendelbo, 1958, Dan. Biol. Skr. 10, 3 : 187).

Секция монотипная.

Примечание. *J. cycloglossa* занимает в роде юнона особое положение. Стебли его при благоприятных условиях ветвятся — признак, отсутствующий у видов других секций. В цветках еще не наметилась тенденция к редукции внутренних долей околоцветника, пластинки их нормально развиты и занимают приподнятое положение; надрыльцевые гребни сла-

бо развиты и не участвуют в сигнальной функции цветка; однобороздные, эллипсоидальные пыльцевые зерна также свидетельствуют о малой эволюционной продвинутости вида. Вполне возможно, что при тщательном изучении онтогенеза будут обнаружены и другие анцестральные признаки вида.

В селекционно-интродукционном отношении вид заслуживает особенного внимания. В культуре он дает мощно развитые, многоцветковые ветвящиеся цветоносы, цветки достигают крупных размеров, эффектно окрашены и хорошо смотрятся. Есть информация и о том, что данный вид обладает повышенной адаптационной способностью и может выращиваться даже в странах с влажным и прохладным сезоном вегетации.

Заключение

Выполненный анализ свидетельствует об отсутствии близких родственных связей между юнонами и ирисами. При этом в структурно-биологических особенностях представителей этих родов наблюдаются, казалось бы, сходные реакции на факторы внешней среды, но во всех рассмотренных случаях эти реакции имеют свою специфику.

Так, если геофилия у ирисов в их ранних фазах онтогенеза осуществляется при помощи контрактильной деятельности придаточных корней, то у юнон — путем сифоноризии. Семяпридатки, свойственные многим видам ириса, имеются и у юнон; возможно, что и у них они выполняют мирмекохорную функцию, но структурно-биологические особенности этих семяпридатков иные. Редукция внутренних долей околоцветника, коснувшаяся только небольшой группы ирисов, у юнон обрела всеобщий характер, став по сути их родовым признаком. При этом у ирисов редукция внутренних долей коррелирует с возрастанием размеров пластинки-отгиба наружных долей, тогда как у юнон она четко коррелирует с увеличением размеров надрыльцевых гребней и принятием ими на себя сигнальной функции цветка. У пыльцевых зерен видов сравниваемых родов в процессе длительной приспособительной эволюции произошли, казалось бы, сходные изменения: это касается утоньшения экзины, появления на ней выступов всевозможных форм, способствующих усилению энтомофильности, замене эллипсоидальной формы зерна на шаровидную. Но основные направления изменений пыльцевых зерен обоих родов носили специфический характер. Только у юнон возникла расчленяющаяся на подвижные щитки экзина, позволяющая при увеличении размера пыльцевого зерна (последнее происходит в фазу набухания зерен) увеличивать пространство для выхода на поверхность зерна прорастающих пыльцевых трубок (ложная многобороздчатость).

Подтверждают резкую обособленность юнон и цитологи (Делоне, 1928; Бочанцева, 1966).

Природа наградила юноны исключительно высокой декоративностью, из-за чего многие виды юнон находятся на грани полного исчезновения. При интродукционно-селекционной работе, связанной с освоением этих редкостей природной флоры, должны соблюдаться все меры по защите их генофонда. К сожалению, в системе существующих ботанических садов России и стран ближнего зарубежья серьезно поставленная коллекционная работа с юнонами отсутствует, хотя опыт работы с ними и подходящие почвенно-климатические условия для их успешного выращивания имеются в ботанических садах Ставрополя, Киева, Ашгабада, Ташкента, Душанбе, Бишкека и Алматы. Из частных интересна коллекция Рукшанса в Риге.

Касаясь системы рода *Juno*, следует заметить, что и после выделения 4-й секции *Wendelboa* система рода все еще далека от совершенства. Это в первую

очередь относится к типовой секции рода. Одним из признаков, которым, по мнению канадского исследователя юнон A. McMurtrie (1990), следует воспользоваться при разделении видов этой секции на серии, могут быть отличительные особенности семян. Такую работу можно будет реально выполнить, но только при наличии полной и тщательно выверенной видовой коллекции семян рода *Juno*. К сожалению, она пока отсутствует.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова М. В. Род Калохортус // Жизнь растений. М., 1982. Т. 6. С. 69—70.

Бочанцева З. П. Кариотипы некоторых юнон Средней Азии // Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент, 1966. Вып. 4. С. 100—132.

Введенский А. И. Секция *Juno* // Флора СССР. М.—Л., 1935. Т. 4. С. 557—577.

Делоне Л. Н. Применение кариологического анализа к решению вопроса специальной систематики // Сб. им. С. Г. Навашина. М., 1928. С. 3—14.

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. С. 207.

Родионенко Г. И. Своеобразный тип углубления луковиц у проростка ириса замещающего // ДАН СССР. 1953. Т. 92. Вып. 6. С. 1221—1223.

Родионенко Г. И. Род Ирис. М.—Л., 1961. 215 с.

Родионенко Г. И. Юноны и их морфологические особенности (к явлению сифоноризии) // Всес. симп. по изучению морфологических основ онтогенеза травянистых растений (Ставрополь, 1970). Реф. докл. М., 1970. С. 77—78.

Родионенко Г. И. *Iridaceae* // Декоративные травянистые растения. Л., 1977. Т. 1. С. 274—290.

Родионенко Г. И., Бурова Э. А. Явление временной потери пыльцой своей активности // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 2. С. 300—302.

Dykes W. R. Genus *Iris*. Cambridge, 1913. 245 p.

Furse P. Irises in Iran and Turkey // Iris Year Book. London, 1963. P. 135—144.

Furse P. Irises in Iran and Afganistan // Iris Year Book. London, 1965. P. 100—112.

Galil J. Biological studies on the seedlings of *Colchicum steveni* // Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Berlin, 1968. S. 243—256.

Innes C. World of *Iridaceae*. London, 1985. 405 p.

Köhlein F. *Iris*. Stuttgart, 1981. 360 S.

Mathew B. *Iris*. London, 1981. 202 p.

McMurtrie A. *Juno* Notes // Iris Year Book. London, 1990. P. 100—102.

Rodionenko G. Irises — some history, present and future // Iris Year Book. London, 1972. P. 81—92.

Rodionenko G. Genus *Iris*. London, 1987. 222 p.

Schulze W. *Junopsis*, eine neue Gattung der *Iridaceae* // Österr. Bot. Zeitschr. Jena, 1969. S. 117—123.

Schulze W. Beiträge zur Pollenmorphologie der Gattungen um *Iris* // Feddes Repert. 1971. Bd 81. S. 507—517.

Trattinnick L. Auswahl Gartenpflanzen. Bd 1. Wien, 1821. XXIV. 148 S.

Troll W., Weber H. Morphologie einschliesslich Anatomie // Forschritte der Botanik. Berlin, 1956. Bd 18. S. 12—32.

Wendelbo P., Mathew B. *Iridaceae* // Flora Iranica. Lfg. Cont. N 112. Graz, 1975. S. 80.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 11 V 1994

УДК 582.6/.9+581.9 © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 9

Н. В. Степанов

НОВЫЙ ВИД РОДА *WALDSTEINIA* (*ROSACEAE*) ИЗ ЗАПАДНОГО САЯНА

N. V. STEPANOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *WALDSTEINIA* (*ROSACEAE*) FROM THE WEST SAYAN

Приведены описание нового для науки вида, собранного на северных склонах Западного Саяна, и характеристика его местообитаний.

Основной ареал *Waldsteinia ternata* (Steph.) Fritsch находится в пределах российского Дальнего Востока и Восточной Азии (Юзепчук, 1941), узколокальный участок — на северных склонах хр. Хамар-Дабан в Прибайкалье (Епова, 1956; Попов, 1957). Дальневосточные популяции *W. ternata* относятся к особому подвиду — *W. ternata* subsp. *maximowicziana* Teppner (Черепанов, 1981). Его отличия от типового подвида *W. ternata* носят большей частью количественный характер: «...более крупные и менее многочисленные цветки...» (Юзепчук, 1941 : 240). По данным К. И. Максимовича (Maximowicz, 1859), определенные различия имеются также и в форме листьев.

Еще один (третий) участок ареала *W. ternata* был обнаружен в 1960 г. на юге Красноярского края (В. Л. Черепнин, in sched.): в северных предгорьях Западного Саяна по р. Мал. Калдар (бассейн р. Оя) в 3 км от устья в березовом лесу (Гербарий Красноярского педагогического института — KRAS) (рис. 1, *б*).

Первые указания о находках вальдштейнии (*W. sibirica* Tratt.) в Красноярском крае около с. Бейского (рис. 1, *а*) принадлежат Н. М. Мартьянову (1882). Однако о достоверности этих сведений судить трудно, так как, по данным монографа флоры южной части Красноярского края Л. М. Черепнина

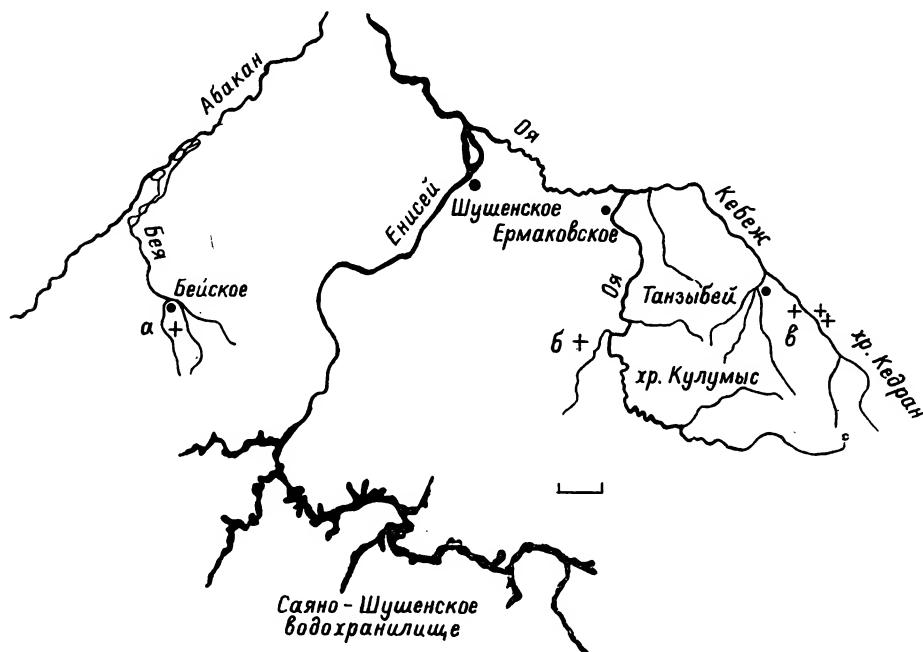


Рис. 1. Местонахождение вальдштейнии на юге Красноярского края.
а — указание Н. М. Мартьянова (1882); *б* — *Waldsteinia ternata* s. str. (Черепнин, 1963); *в* — *W. tanzybeica*. *Масштабная линейка — 10 км.*

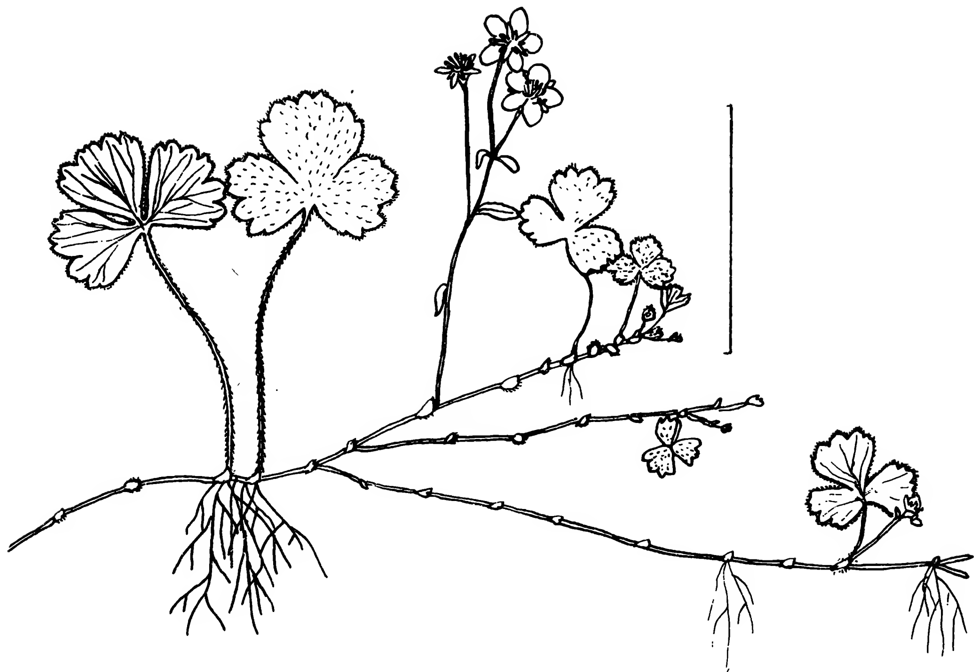


Рис. 2. Общий вид *Waldsteinia tanzybeica.*
Масштабная линейка — 5 см.

(1963), в коллекциях Мартьянова (в гербариях Минусинского и Красноярского краеведческих музеев, Томского университета и Ботанического института РАН) гербарные образцы вальдштейнии отсутствуют.

В более поздних флористических работах по Красноярскому краю (Положий, Лошкарева, 1975; Положий, Крапивкина, 1985) *Waldsteinia* не упоминается.

При исследовании в 1987 г. западных склонов Кедранского хр. в части, прилегающей к руслу р. Бол. Кебеж, мы обнаружили еще один пункт произрастания вальдштейнии в Красноярском крае (рис. 1, *в*). По «Определителю растений юга Красноярского края» (1979) таксон был нами идентифицирован как *W. ternata* и под этим названием вошел во все наши флористические списки по Западному Саяну (Назимова, Степанов, 1988, и др.). На значительные отличия этих экземпляров вальдштейнии от *W. ternata* s. lat. впервые было обращено внимание при сравнении их с дальневосточными и байкальскими образцами.

Прежде всего наблюдаются четкие различия в форме роста. Для *W. ternata* характерны укороченные корневища, заканчивающиеся сближенными в розетку листьями и выпускающие надземные ползучие укореняющиеся побеги — столоны. Из пазух сближенных в розетку листьев выходят и цветоносы. Эти характерные признаки можно наблюдать в разных частях дизъюнктивного ареала вида — в Европе, Прибайкалье, Восточной Азии (Ledebour, 1843; Попов, 1957; Воробьев, 1966; Gajewski, 1968; Выдрина, 1988, и др.). Наличие у *W. ternata* каудекса с почками возобновления, развивающего столоны, дает основание отнести данный вид к жизненной форме столонообразующих травянистых многолетников по классификации И. Г. Серебрякова (1962).

Западносаянская вальдштейния характеризуется исключительно плагиотропными, полуподземными укореняющимися побегами, которые развиваются в подстилке, как у *Gymnocarpium dryopteris.* Укороченные кор-

невища и сближенные в розетку листья не наблюдаются (рис. 2). Жизненная форма ползучего травянистого многолетника, включающая в себя «многолетние травы, все побеги которых растут плагиотропно, по поверхности почвы, регулярно образуя стеблеродные корни» (Серебряков, 1962 : 110), более других соответствует западносаянским формам *Waldsteinia*. Единственное несоответствие данной биоморфе, наблюдающееся у западносаянских растений, это то, что их побеги развиваются под мхами и в подстилке. Но, как показали последующие наблюдения, при отсутствии подстилки (опыт в культуре) плагиотропные побеги могут быть полностью надземными. В этом случае вальдштейния по биоморфе очень сильно напоминает *Veronica officinalis* L. и, несомненно, должна быть отнесена к той же жизненной форме.

Кроме различий в форме роста, своеобразие западносаянской вальдштейнии проявилось в общих размерах растения (в среднем в 2 раза меньших, чем у типичной формы *W. ternata*) и форме листьев (трехрассеченных, а не тройчатосложных). Рассеченность листа может распространяться почти до основания пластинки, но в отличие от типичного листа *W. ternata* черешочек средней доли листа всегда окрылен. Городчатость внешнего края долей листа значительно крупнее, в то время как листовая пластинка меньше.

Таким образом, все вышеперечисленные особенности западносаянских растений позволяют сделать заключение об их видовой специфичности.

Waldsteinia tanzybeica Stepanov sp. nov. — Planta perennis, 3—12 cm alta. Caules omnes plagiotropi, repentes, radicantes, purpurei, vaginis squamuliformibus purpureis aphyllis et foliis remotis obsessi. Pedunculi erecti, subglabri, plerumque aphylli, ex axillis vaginarum squamuliformium vel foliorum oriundi. Folia petiolis longis (4—7 cm) fulta, ad flagella juvenilia plus minusve dissita (nunquam in rosulam aggregata), ternatim dissecta (nec ternata). Segmenta folii 0.8—2 cm longa et lata, triangulata vel subrotundata, margine externo grosse crenata, utrinque sparse pilosa. Inflorescentia 1—3 (4)-flora, bracteis anguste lanceolatis vel ovalibus, saepe integerrimis. Flores 7—12 mm in diam. Sepala ca 4 mm longa, parce ciliata. Petala 4.5—6 mm longa, intense flava. Filamenta sepalis subaequilonga, post anthesin persistentia. Hypantia obconica, haud vel superne vix constricta. Carpella ovoideo-cylindrica 1.4—1.8 mm longa, ca 0.6 mm lata, dense sericeo puberula.

Typus: Sajan Occidentalis, jugum Kedranski (prov. Krasnojarsk, distr. Ermakovsky, in viciniis pagi Tanzybej), ad ostium fontis Krutoi, affluentiae dextrae fl. Kebesh Major, abietetum filicoso-muscosum, 10 VI 1987, N. V. Stepanov (NS; isotypi — LE, MW, KRAS).

Affinitas. A *W. ternata* (Steph.) Fritsch s. l. notis biomorpha ologicis, dimensionibus et forma foliorum bene differt.

Растение многолетнее, 3—12 см выс. Побеги исключительно плагиотропные, ползучие, укореняющиеся, пурпурового цвета, усаженные расставленными пурпуровыми, чешуевидными, безлистными влагалищами и листьями. Цветоносы прямостоячие, почти голые, обыкновенно безлистные, выходят из пазух чешуевидных влагалищ или листьев. Листья на длинных (4—7 см) черешках, более или менее расставленные по молодым побегам (никогда не собраны в розетку), трехрассеченные. Сегменты листа 0.8—2 см дл., 0.8—2 см шир., треугольные или слегка закругленные, по внешнему краю крупногородчатые, с обеих сторон рассеянно-волосистые. Соцветие 1—3 (4)-цветковое, прицветные листья узколанцетные или овальные, обычно цельнокрайные. Цветки 7—12 мм в диам. Чашелистики около 4 мм дл., слабореснитчатые. Лепестки 4.5—6 мм, ярко-желтые. Тычиночные нити почти равные по длине чашелистикам, по отцветании остающиеся. Гипантии обратноконические, без перетяжки или со слабо выраженной перетяжкой в верхней части. Плодики яйцевидно-цилиндрические, 1.4—1.8 мм дл., около 0.6 мм шир., густо шелковисто-опушенные.

Тип: Западный Саян, Кедранский хр. (Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей), близ устья Крутого ключа — правого притока р. Бол. Кебеж, пихтарник папоротниково-зеленомошный, 10 VI 1987, Н. В. Степанов (NS; изотипы — LE, MW, KRAS).

Родство. От *W. ternata* s. lat. хорошо отличается жизненной формой, размерами и формой листа.

При составлении диагноза *W. tanzybeica* и его сравнении с диагнозами других видов этого же рода мы столкнулись с некоторыми различиями в понимании морфологической природы отдельных частей растения разными авторами.

Так, С. В. Юзепчук (1941 : 240) пишет, что у *W. ternata* стелющиеся надземные побеги одеты «расставленными... чешуями — прилистниками». Автор вида F. Stephan (1806 : 130) придерживается в протологе другого мнения: «Stipulae nullae, nisi squamae... interjectae vaginis petiolorum». G. Hegi (1975 : 412) также считает проблематичным наличие прилистников: «Die... Laubblätter... ohne freie Nebenblätter; an ihrer Stelle ein breiter, fast trockener, allmählich in den Blattsteil verschmälerter Hautrand».

У изученных образцов вальдштейнии тройчатой и танзыбейской черешки листьев в основании расширяются и полностью охватывают стебель, при этом боковые края расширенного чешуевидного основания обычно срастаются, образуя расколотую трубку. Если под прилистниками понимать парные боковые выросты основания листа (черешка) (Васильев и др., 1988), то расширенные чешуевидные основания черешка у вальдштейнии должны более соответствовать понятию «листовое влагалище». О «vaginae petiolorum» упоминает и Stephan (1806 : 130) в протологе *W. ternata*.

Развивающиеся молодые побеги первоначально одеты лишь чешуевидными влагалищами, и на некоторых из них можно наблюдать зачаточную листовую пластинку. Аналогичные явления чрезвычайно распространены в семействе зонтичных.

Нет единства и в трактовке ортотропных генеративных образований у вальдштейнии. Юзепчук (1941) считает эти образования стеблями. W. Gajewski (1968 : 36) также пишет о «Stem 10—15 cm, 3- to 7-flowered, with small bracts». C. Ledebour (1843) и F. Stephan (1806) под стеблями у вальдштейнии понимают горизонтальные, укореняющиеся, имеющие точку роста образования. На наш взгляд, это более справедливо, так как стебель — это ось побега (Васильев и др., 1988), а для обозначения генеративных ортотропных частей, не имеющих ни точки роста, ни настоящих листьев (только брактеи), лучше воспользоваться понятием «цветоносы».

При изучении гербарных образцов вальдштейнии с р. Мал. Калдар (рис. 1, *а*), собранных Черепниным (KRAS), мы пришли к выводу, что они должны быть отнесены к *W. ternata* s. str. Экологические условия данного местонахождения (высотный пояс светлохвойных лесов северного макросклона Западного Саяна) существенно отличаются от аналогичных в locus classicus *W. tanzybeica*.

К настоящему времени нами выявлены три участка с описываемым видом. Первый — locus classicus — наибольший из них. Он расположен по правому берегу р. Бол. Кебеж ниже устья р. Крутой ключ. Занимаемая площадь — около 0.6 га. Второе местонахождение этого вида обнаружено нами по этому же берегу р. Бол. Кебеж, но выше по течению (в районе устья р. Крутой ключ). Площадь пятна — около 0.1 га. Третий участок расположен на надпойменной террасе левого берега р. Бол. Кебеж (у воды) в 0.5 км ниже первых двух и представляет собой небольшую куртинку из вальдштейнии и зеленых мхов.

В этих местонахождениях вальдштейния произрастает в коренных кедрово-пихтовых черневых лесах (Pinus sibirica + Abies sibirica) с примесью березы

(*Betula alba*[1]). Состав древостоя 7П3К + Б. Кедр представлен крупными 300—400-летними деревьями с диаметром ствола на уровне груди 40—60 см. Пихта значительно более молодая (80—100 лет), с диаметром ствола 20—25 см. Подлесок выражен неплохо и представлен такими видами, как *Sorbus sibirica, Padus avium, Salix caprea, Sambucus sibirica, Spiraea chamaedryfolia, S. media, Ribes nigrum, R. hispidulum, Rubus idaeus, R. sachalinensis*, ближе к реке — *Salix rorida.* Травянистый покров неоднородный. Локально встречаются представители крупнотравья, в также папоротники *Dryopteris expansa, Athyrium filix-femina, A. sinense, Matteuccia struthiopteris, Diplazium sibiricum.* Хорошо представлены виды неморально-реликтового комплекса, образующие выраженную синузию широкотравья. Кроме вальдштейнии, составляющей 50—60% проективного покрытия, обычны *Anemonoides baikalensis, Cruciata krylovii, Brunnera sibirica, Euphorbia pilosa, Scrophularia nodosa, Festuca altissima, F. gigantea, Dryopteris filix-mas, Myosotis krylovii.* Изредка встречаются такие неморальные реликты, как *Chrysosplenium filipes, Ch. sedakowii, Anemonoides jenisseensis, Polystichum braunii, Daphne mezereum, Corydalis solida, C. bracteata, Circaea lutetiana, C. caulescens, Stachys sylvatica, Epilobium montanum, Galium odoratum, Asplenium trichomanes, Camptosorus sibiricus, Botrychium robustum, Brachypodium sylvaticum, Carex muricata, Dactylorhiza fuchsii.* Локальными пятнами встречаются напочвенные зеленые мхи.

Для исследования танзыбейской вальдштейнии в культуре два растения из классического местонахождения в 1987 г. были перенесены на интродукционный стационар (межгорная Танзыбейская котловина, северные склоны Западного Саяна). За период с 1987 по 1993 г. все биоморфологические характеристики растения остались неизменными. Выявлено, что *W. tanzybeica* не имеет периода покоя, т. е. в константных, благоприятных условиях вегетирует и периодически цветет непрерывно. В условиях открытого грунта листья под снег уходят зелеными. После таяния снега и установления устойчивых положительных температур вальдштейния зацветает (немного позже ранневесенних эфемероидов). Периодическое цветение продолжается до устойчивых заморозков (в среднем до конца октября). В природе наблюдается аналогичное поведение.

Для вида характерно весьма активное вегетативное и слабое семенное размножение. По сравнению с другими видами цветковых растений вальдштейния танзыбейская слабо конкурентоспособна. Хорошо себя чувствует с зелеными мхами либо при отсутствии каких-либо конкурентов.

Своеобразный, декоративный внешний вид танзыбейской вальдштейнии, а также простота вегетативного размножения позволяют, на наш взгляд, рекомендовать ее для широкого введения в культуру (для альпийских горок, рокариев и др.).

В заключение выражаю искреннюю благодарность В. И. Власенко и Ю. С. Чередниковой за предоставленную возможность работать с их личными гербарными образцами.

Исследования проводились при поддержке Красноярского краевого фонда науки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Г., Серебрякова Т. И., Шорина Н. И. Ботаника. Морфология и анатомия растений. М., 1988. 480 с.

Воробьев Д. П. Сем. 64. *Rosaceae* Juss. — Розоцветные // Определитель растений Приморья и Приамурья. М.—Л., 1966. С. 210—234.

[1] Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

Выдрина С. Н. 19. *Waldsteinia Willd.* — Вальдштейния // Флора Сибири. *Rosaceae.* Новосибирск, 1988. С. 87—89.

Епова Н. А. Реликты широколиственных лесов в пихтовой тайге Хамар-Дабана // Изв. Биол.-геогр. НИИ при Иркутск. гос. ун-те им. А. А. Жданова. Иркутск, 1956. Т. 16. Вып. 1-4. С. 25—61.

Мартьянов Н. М. Материалы для флоры Минусинского края // Тр. О-ва естествоисп. при Импер. Казанск. ун-те. Казань, 1882. Т. 11. Вып. 3. С. 1—182.

Назимова Д. И., Степанов Н. В. Новые и редкие виды во флоре Красноярского края // Бот. жур. 1988. Т. 73. № 12. С. 1761—1763.

Определитель растений юга Красноярского края. Новосибирск, 1979. 670 с.

Положий А. В., Крапивкина Э. Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск, 1985. 155 с.

Положий А. В., Лошкарева Л. Н. Семейство *Rosaceae.* Розоцветные // Флора Красноярского края. Томск, 1975. Вып. 5. Ч. 4. С. 88—141.

Попов М. Г. Флора Средней Сибири. Т. 1. М.—Л., 1957. 556 с.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 379 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Черепнин Л. М. Флора южной части Красноярского края. Вып. 4 // Уч. зап. Красноярск. пед. ин-та. Красноярск, 1963. Т. 24. Вып. 4. С. 3—270.

Юзепчук С. В. Род 744. Вальдштейния — *Waldsteinia* Willd. // Флора СССР. М.—Л., 1941. Т. 10. С. 239—241.

Gajewski W. 18. *Waldsteinia* Willd. // Flora Europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 36.

Hegi G. 393. *Waldsteinia* Willd. // Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin—Hamburg, 1975. Bd IV. H. 2. S. 412—413.

Ledebour C. F. Flora rossica sive Enumeratio plantarum in totius Imperii Rossici provincii europaeis, asiaticis et americanis hucusque observatarum. Vol. 2. Pars 4. Stuttgart, 1843. 204 p. *Maximowicz C. J.* Primitiae florae amurensis. St. Petersburg, 1859. 504 p.

Stephan F. Description de deux nuouveaux genres de plantes // Mem. Soc. Nat. Moscou. 1806. Vol. 1. P. 120—131.

Красноярский государственный университет

Получено 10 I 1993

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(470.32)

А. А. Артамонов

НОВЫЕ СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ ЗАПОВЕДНИКА «ГАЛИЧЬЯ ГОРА»

A. A. ARTAMONOV. NEW VASCULAR PLANTS OF THE «GALICHYA GORA» RESERVATION

Приведены данные о 23 новых для заповедника растениях.

Флора сосудистых растений заповедника «Галичья Гора» изучена достаточно полно (Голицын, 1959, 1968; Голицын, Григорьевская, 1971; Тихомиров и др., 1988). Согласно последней флористической сводке, на территории заповедника отмечаются: папоротниковидные — 10 видов, хвощевидные — 5, голосеменные — 2, покрытосеменные — 860 видов.

Далее приведен аннотированный список видов, являющихся новыми для заповедника. Сборы 1988—1993 гг. сделаны автором (фамилия в списке опущена), в других случаях указаны коллектор и автор определения. Названия даны в основном по сводке С. К. Черепанова (1981). Приведенные в списке урочища заповедника расположены в следующих местах Липецкой обл.: Краснинский р-н, окр. с. Яблоново (урочище Плющань); Задонский р-н, окр. с. Донское (урочища Галичья Гора и Морозова Гора); Липецкий р-н, окр. с. Спасское Чириково (урочище Быкова Шея); Елецкий р-н, окр. с. Рябинка (урочище Воронов Камень).

Гербарный материал проверен (в некоторых случаях определен или переопределен) Н. А. Вьюковой (Липецкий государственный педагогический институт), И. О. Бузуновой, В. Н. Гладковой, Н. Н. Цвелевым (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (БИН)), которым автор выражает свою признательность.

Сборы хранятся в гербарии заповедника «Галичья Гора», некоторые дубликаты переданы в Липецкий областной краеведческий музей и в БИН (LE).

Alchemilla acutiloba Opiz. Урочище Плющань, участок IIIб, пойменная терраса долины р. Дон, присклонная часть, луговой участок, 28 V 1989, № 32065.

Brassica napus L. Урочище Морозова Гора, участок IIIБ, прибрежная зона р. Дон, разреженный кустарниковый ивняк, редко, 8 VI 1988, № 31895.

Bryonia alba L. Урочище Галичья Гора, участок VIIIa, присклоновое плато, лесосека, среди поросли клена американского, редко, 6 VII 1993, № 32792.

Crataegus monogyna Jacq. Галичья Гора, участок VIIa, присклоновое плато, кустарниково-луговая степь с одиночными дубами, 21 V, 21 IX 1990, № 32619, 32620; урочище Быкова Шея, средняя часть кустарникового известняково-щебнистого склона балки Сухая Лубна, редко, 25 VI 1990, № 32556.

Cruciata glabra (L.) Erend. Плющань, средняя часть склона долины р. Дон, смешанный лес (дуб, липа, береза), 23 VI 1989, № 32613.

Cuscuta campestris Junk. Морозова Гора, участок IA, берег р. Дон, на полыни обыкновенной, тысячелистнике щетинистом и др., 6 VI 1989, № 32077.

C. epithymum (L.) Nathh. Галичья Гора, участок Ха, средняя часть известнякового кустарниково-лугового склона долины р. Дон, на васильке русском, редко, 6 VII 1992. (Определение Н. Н. Цвелева).

Fraxinus americana L. Плющань, опушка смешанного леса, 28 VII 1979, М. Казакова; Быкова Шея, сухое русло малолесной балки Сухая Лубна, редко, 22 VII 1989, № 32082.

F. lanceolata Borkh. Плющань, участок Iб, опушка дубового леса, редко, 15 VII 1989, № 32080; Галичья Гора, участок IVa, старые посадки в приграничной полосе, обсеменяется и дает подрост на заповедной территории, 24 VII 1992, № 32795.

F. pensylvanica Marsh. Плющань, участок V, под пологом дуба черешчатого и березы повислой, редко, 22 VI 1989, № 32076; Морозова Гора, участок IIIБ, пойма р. Дон, присклоновая часть, березово-дубовый лес, редко, 23 IX 1989, № 32090.

Galatella biflora (L.) Nees (*G. novopokrovskii* Zefir.). Галичья Гора, участок VII, верхняя часть облесенного склона долины р. Дон, под пологом клена татарского, редко, 21 IX 1988, № 32020.

В гербарии заповедника «Галичья Гора» имеются три аналогичных сбора (1946, 1948 гг.), определенных М. П. Воробьевой как *Galatella punctata* Lindl., на основании чего в последней флористической сводке заповедника (Тихомиров и др., 1988) этот вид приведен под названием *G. rossica* Novopokr. Однако наличие его во флоре заповедника «Галичья Гора» нуждается в уточнении.

Grossularia uva-crispa (L.) Mill. Морозова Гора, участок IБ, присклоновое плато, березово-дубовый лес, редко, 13 VII 1990, № 32604, 32605; Плющань, участок VIa, пойменная терраса р. Дон, древовидный ивняк, редко, 7 V, 25 VII 1991, № 32701.

Impatiens glandulifera Royle. Галичья Гора, участок IX, пойменная терраса р. Дон, ивняк, на двух полянах, обильно, 25 VIII 1988, № 31908; Морозова Гора, участок IIБ, берег р. Дон, разреженный кустарниковый ивняк, 7 IX 1988, № 31889.

Juniperus communis L. Плющань, присклоновое плато, дубрава, редко, 5 VII 1988, И. Т. Томозов, В. С. Сарычев, А. А. Артамонов, № 31866.

Juncus effusus L. Плющань, иловато-песчаный берег р. Дон ниже устья р. Плющанки, редко, 13 X 1988, № 31873; Морозова Гора, участок IA, песчаный берег р. Дон, редко, 20 X 1989, № 32092.

Orobanche alsatica Kirschl. subsp. *alsatica*. Плющань, правобережный склон долины р. Плющанки, березово-дубовый лес, осветленная поляна, известняковая подпочва, западная экспозиция, редко, 5 VII 1988, № 31838.

Physocarpus opulifolia (L.) Maxim. Плющань, участок IIIб, нижняя часть облесенного склона долины р. Дон, под пологом березы повислой и клена платановидного, редко, 29 IX 1990, № 32610.

Rosa podolica Tratt. (*R. wilibaldii* Chrshan.). (Определение И. О. Бузуновой). Галичья Гора, участок Va, кустарниково-луговая степь, редко, 27 VIII 1992, № 32788; Морозова Гора, участок VIIБ, кустарниковая степь, довольно редко, 14 IX 1990, № 32700; Плющань, участок IIIб, нижняя часть облесенного склона долины р. Дон, луговина, редко, 27 VI 1990, № 32691; урочище Воронов Камень, луг по склону, на вершине, 10 VII 1953, С. В. Голицын.

R. subafzeliana Chrshan. Морозова Гора, верховье оврага Холодные Пещеры, под пологом боярышника сомнительного, редко, 5 X 1990, № 32696. (Определение И. О. Бузуновой).

R. subpomifera Chrshan. (Определение И. О. Бузуновой). Галичья Гора, участок IXa, кустарниково-луговая степь, довольно часто, 7 VI 1992, № 32784; Морозова Гора, участок IIIA, 12 VIII 1946, Н. П. Виноградова; Плющань, участок VIc, 19 VI 1948, С. В. Голицын.

Сборы этого вида с территории заповедника ранее ошибочно определялись как *R. corymbifera* Borkh., *R. mollis* Smith, *R. sherardii* Davies, *R. tomentosa* Smith (материал по роду *Rosa* L., хранящийся в гербарии заповедника «Галичья Гора», частично просмотрен И. О. Бузуновой).

Sparganium emersum Rehm. Галичья Гора, участок VII, прибрежно-водная зона р. Дон, обильно, 8 VII 1988, № 31907; Морозова Гора, участок IA, прибрежно-водная зона р. Дон, обильно, 28 VII 1988, № 31872.

Spirodela polyrrhiza (L.) Schleid. Галичья Гора, участок VII, прибрежно-водная зона р. Дон, необильно, 8 VII 1988, № 31906; Морозова Гора, участок IA, прибрежно-водная зона р. Дон, обильно, 8 VIII 1989, № 32088; Плющань, участок IIIб, прибрежно-водная зона р. Дон, в зарослях стрелолиста и аира, необильно, 8 VI 1989, № 32072.

Typha latifolia L. Морозова Гора, участок IA, песчано-илистый берег р. Дон, редко, 8 VIII 1989, № 32086; Плющань, участок IVa, песчано-илистый берег р. Дон, редко, 30 V, 21 VI 1989, № 32074.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голицын С. В. Флора Морозовой Горы // Тр. Воронежск. гос. ун-та. 1959. Т. 56. Вып. 1. (Ботаника). С. 3—11.

Голицын С. В. Флора Воронова Камня // Науч. зап. Воронежск. отд. ВБО. Воронеж, 1968. С. 28—40.

Голицын С. В., Григорьевская А. Я. Флора Галичьей Горы // Растительный покров Галичьей Горы и история его исследования. Воронеж, 1971. С. 9—89.

Тихомиров В. Н., Григорьевская А. Я., Казаков М. В. Сосудистые растения заповедника «Галичья Гора». М., 1988. 82 с. (Флора и фауна заповедников СССР).

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Заповедник «Галичья Гора»
П/о Донское, Липецкая обл.

Получено 4 II 1994

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.4(47+57)

МАРИАННА ГЕОРГИЕВНА НИКОЛАЕВА

(к 80-летию со дня рождения и 50-летию научной деятельности)

L. M. POZDOVA, E. N. POLYAKOVA, M. V. RAZUMOVA. MARIANNA GEORGIEVNA NIKOLAEVA (TO THE 80-th ANNIVERSARY OF HER BIRTH AND 50-th ANNIVERSARY OF SCIENTIFIC ACTIVITY)

В 1994 году исполняется 80 лет со дня рождения М. Г. Николаевой — ведущего ученого в области физиологии глубокого покоя семян, фундаментальные труды которой являются основополагающими в решении этой проблемы.



Марианна Георгиевна Николаева родилась 23 сентября 1914 г. в Уфе. В 1931 г. после окончания средней школы она поступила сначала на заочное, а потом на очное отделение биологического факультета Ленинградского государственного университета. Специализацию в области геоботаники М. Г. проходила у известных профессоров В. Н. Сукачева, Р. И. Аболина, А. Н. Шенникова, Б. Н. Городкова. М. Г., геоботаник по образованию, в своей исследовательской деятельности — прежде всего физиолог растений. Впервые интерес к физиологии растений у нее появился еще в студенческие годы под влиянием лекций заведующего кафедрой физиологии растений проф. С. Д. Львова. В дальнейшем она работала в тесном сотрудничестве с известными физиологами растений Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН), такими как В. А. Бриллиант, О. В. Заленский, О. А. Семихатова, с которыми ее связывали не только общие научные интересы, но и большая дружба.

Научная деятельность М. Г. в БИН началась в 1939 г., но была прервана войной: она ушла на фронт добровольцем и служила в звании старшего лейтенанта в эпидемиологическом отряде 8-й армии. В 1942 г. была награждена орденом Красной Звезды. В июне 1946 г. М. Г. вернулась в Ленинград, в Ботанический институт, где и прошел весь ее научный путь от младшего научного сотрудника до доктора биологических наук и заведующего созданной ею в 1969 г. группой по изучению физиологии покоя семян. Возглавляемая М. Г. группа стала известным центром изучения этой проблемы в нашей стране, а работы ее хорошо знают не только у нас, но и за рубежом.

Уже в первых работах по прорастанию покоящихся семян некоторых видов древесных и травянистых растений (канд. дис., 1947; 1948, 1951, 1956) М. Г. определила круг вопросов, которые должны быть решены при исследовании семян с затрудненным прорастанием. Это прежде всего выявление особенностей покоя семян разных видов, выяснение причин, определяющих покой, а также роли отдельных элементов семени в задержке прорастания. Сведения, накопленные за последующие годы, дали возможность М. Г. разработать подробную классификацию типов покоя семян, основанную на взаимосвязи причин покоя и условий его нарушения (докт. дис., 1965; 1967). Классификация была впервые опубликована в книге «Физиология глубокого покоя семян» (1967). Эта работа явилась определяющей в развитии представлений о покое семян и была переведена на английский язык уже в 1969 г. Следует подчеркнуть, что предложенная М. Г. классификация неоднократно ею перерабатывалась и дополнялась. Так, после получения данных о прорастании семян из семейств *Araliaceae, Apiaceae, Liliaceae, Schisandraceae* в классификацию было включено понятие о морфо-физиологическом покое, более детализированное в дальнейшем (1972, 1973, 1977, 1982).

В конце 60-х годов М. Г. обращает основное внимание на исследование природы торможения прорастания семян с глубоким покоем. Она показала, что широко распространенное мнение о том, что существует особый тип покоя, связанный с пониженной газопроницаемостью покровов, следует считать ошибочным. Ею было сформулировано представление о физиологическом механизме торможения (ФМТ) прорастания покоящихся семян, который определяется сочетанием пониженной ростовой активности зародыша и недостаточной газопроницаемостью тканей, непосредственно его окружающих. У семян с морфофизиологическим покоем действие ФМТ осложнено недоразвитием зародыша.

Расшифровке действия ФМТ, сущности действия холодной стратификации, приводящей к нарушению физиологического покоя, посвящена серия работ, выполненных под руководством М. Г., по фитогормональной регуляции покоя семян (1963, 1973, 1974, 1979, 1987, 1991). Следует подчеркнуть, что широкий кругозор М. Г. и нестандартность мышления позволили ей высказать многие оригинальные идеи и обосновать новые направления в области изучения покоя семян. Ряд выдвинутых М. Г. идей послужил основой для разработки ею и ее учениками представлений о роли физиологически активных веществ в регуляции покоя семян, и в частности об особой роли индолилуксусной, абсцизовой кислот и гиббереллинов (1974, 1979, 1993).

Принципиально важным для решения вопроса о сущности действия холодной стратификации в нарушении глубокого физиологического покоя является цикл работ по определению активности ряда ферментов в покоящихся семенах и в семенах, прошедших стратификацию (1975, 1979, 1982, 1984, 1986, 1990). Полученные данные позволили сделать вывод, что основная причина физиологического покоя — низкая ферментативная активность семян. Увеличение активности ферментов под влиянием холода является тем пусковым механизмом, который приводит к прорастанию семян.

Из работ по изучению действия обработок покоящихся семян фитогормонами с целью уточнения их роли в механизме покоя впоследствии сформировалось самостоятельное направление — разработка методов ускоренного проращивания семян. Эта работа проводилась под руководством М. Г. в течение всего времени существования группы физиологии покоя семян (1962, 1964, 1972, 1973, 1975, 1979, 1981, 1985, 1986, 1987, 1993) и продолжается в настоящее время. Было испытано действие фитогормонов, главным образом гибберелловой кислоты ($ГК_3$) и кинетина, а также некоторых физиологически активных веществ на прорастание семян родов *Acer, Allium, Aralia, Eúonimus, Heracleum, Malus, Sorbus, Fraxinus* и др. Полученные результаты могут быть обобщены в виде следующих кратких выводов. 1) $ГК_3$ и кинетин, как правило,

стимулируют прорастание семян с неглубоким покоем. У семян с глубоким покоем эти гормоны стимулируют рост изолированных зародышей, а прорастание семян — только при определенных температурах. На примере ряда видов из родов *Acer* и *Sorbus* установлено, что действие кинетина на прорастание покоящихся семян можно усилить с помощью применения некоторых веществ негормональной природы — тиомочевины и диметилсульфоксида. При сочетании этих двух веществ удалось снять состояние покоя указанных семян и значительно сократить срок их предпосевной подготовки. 2) Весьма эффективными в нарушении глубокого физиологического покоя семян некоторых видов клена, но при условии удаления околоплодника оказались также такие физиологически активные вещества, как фузикокцин и жасмоновая кислота. 3) Ответная реакция семян на те или иные обработки определяется не только типом покоя, но и их особенностями, связанными с систематическим положением растения.

Обобщающим итогом работ по проращиванию семян с разным типом покоя явился опубликованный в 1985 г. «Справочник по проращиванию покоящихся семян», представляющий собой первую в мире сводку данных о прорастании семян, характеризующихся покоем; в нем содержатся сведения, имеющиеся в отечественной и зарубежной литературе, а также результаты работ группы физиологии покоя семян. В него включено около 3000 видов растений Земного шара, в том числе виды различных хозяйственно важных культур.

М. Г. всегда стремилась внести в решение проблемы глубокого покоя семян «свежую струю». В начале 80-х годов в сотрудничестве с учеными Лаборатории анатомии и морфологии БИН была выполнена серия работ по анатомическому строению покоящихся семян; показана важность образования на поздних этапах эмбриогенеза особых комплексов клеток, которые играют большую роль в механизме прорастания семян (1971, 1973, 1977).

В более поздних работах (1981) по изучению ультраструктуры зародышей в процессе нарушения покоя семян было установлено, что семена, обладающие разным типом покоя, имеют сходную субмикроскопическую организацию клеток зародышей и сходный характер их изменений в процессе стратификации и прорастания.

В последние годы М. Г. усиленно разрабатывает идею о существовании определенной зависимости между типом покоя семян и таксономическим положением растений. В серии статей (1989—1992) рассмотрены особенности строения и физиологические свойства плодов и семян покрытосеменных и голосеменных растений по системе А. Л. Тахтаджяна (1987). Показано, что семенам растений из обоих отделов свойствен глубокий физиологический покой. Семена с простым морфологическим и морфофизиологическим покоем характерны для наиболее примитивных семейств обоих отделов. Семена растений эволюционно продвинутых таксонов не имеют покоя или характеризуются неглубоким физиологическим покоем. Высказано представление о параллелизме процессов эволюции у покрытосеменных и голосеменных растений.

Итоги многолетней плодотворной работы М. Г. в исследуемой ею области опубликованы, кроме указанных книг, в более чем 100 научных работах. М. Г. принимала активное участие в подготовке зарубежного издания «The physiology and biochemistry of seed dormancy and germination» (1977), в котором ею опубликована глава «Factors controlling the seed dormancy pattern». На протяжении всей своей деятельности М. Г. и сотрудники руководимой ею группы имели научные контакты с ведущими зарубежными специалистами по проблеме роста и развития растений. Интересовались работами группы и поддерживали постоянную связь с М. Г. профессора A. Lang (США), P. Wareing (Англия), T. Asakava (Япония) и многие другие. М. Г. участвовала в работе научных конференций как за рубежом, так и в нашей стране. Ни одно совещание по семеноведению, а они проходили каждые 3 года, не обходилось без

активного участия М. Г. и ее учеников. В 1978 г. по ее инициативе группой было организовано и проведено совещание, посвященное 100-летию работ по семеноведению в России. М. Г. с большим вниманием и терпением руководила и руководит до сих пор научной работой молодежи; в группе защищено 13 кандидатских диссертаций.

Сердечно поздравляя Марианну Георгиевну с большим и славным юбилеем, все ее ученики и коллеги желают ей хорошего здоровья, бодрого настроения и еще многих лет творческой жизни.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ М. Г. НИКОЛАЕВОЙ

1937. Растительность меловых обнажений г. Белгорода // Тр. Лен. о-ва естествоисп. Т. 66. № 2. С. 320—342. (Совместно с И. Н. Соколовой).

1940. О прорастании семян некоторых видов рода *Ferula* // Сов. ботаника. № 5-6. С. 331—337. (Совместно с Г. Н. Новиковым).

1941. К биологии прорастания семян некоторых видов *Ferula* // Рефераты работ учреждений Отделения биол. наук АН СССР за 1940 г. М.—Л. С. 41—42.

Кустарниковый тип растительности Большого и Малого Ямала // Бот. журн. Т. 26. № 1. С. 52—56.

1945. Растительность одного эндемического очага весенне-летнего энцефалита // Сб. докл. врачей Волховского фронта. Балашов. С. 65—70.

1948. Зависимость прорастания семян некоторых зонтичных от состояния покровов зародыша (на примере видов *Ferula*) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 4. № 6. С. 229—241.

К биологии прорастания семян некоторых видов *Ferula* // Там же. С. 218—228.

1950. Значение стратификации семян для дальнейшего развития сеянцев европейского бересклета // ДАН СССР. Т. 71. Вып. 5. С. 949—952.

О прорастании зародышей семян бересклета европейского // ДАН СССР. Т. 71. Вып. 1. С. 175—178.

Физиологическое изучение покоя и прорастания семян видов *Ferula* // Тр. БИН АН СССР. Сер. 4. № 7. С. 78—136.

1951. О причинах покоя семян клена ясеневидного, ясеня опушенного и барбариса пурпуролистного // Тр. БИН АН СССР. Сер. 4. № 8. С. 234—256.

1952. К вопросу об условиях возникновения и природы вторичного покоя семян // Рост растений. Львов. С. 178—181. (Совместно с Л. М. Козловой, В. Г. Юдиным).

1955. Особенности дыхания покоящихся и стратифицированных семян бересклета европейского // Тр. БИН АН СССР. Сер. 4. № 10. С. 267—289. (Совместно с В. Р. Карклиной).

1956. Биология прорастания семян бересклета в связи с его видовыми особенностями и географическим происхождением // Бот. журн. Т. 41. № 1. С. 393—404.

Водный режим семян бересклета в связи со стратификацией и прорастанием // Тр. БИН АН СССР. Сер. 4. № 11. С. 331—350.

К вопросу о роли органических кислот в прорастании покоящихся семян // ДАН СССР. Т. 3. Вып. 6. С. 1371—1374.
(Рец.) Крокер В. и Бартон Л. Физиология семян. Пер. с англ. Н. В. Цингер. 1955 // Бот. журн. Т. 41. № 8. С. 1227—1229.

1957. Об общности процессов стратификации и яровизации // Тез. докл. II Делегатск. съезда ВБО. Л. С. 49.

1958. Биология прорастания семян ясеня (*Fraxinus*) в связи с систематическим положением и распространением его видов // Бот. журн. Т. 43. № 5. С. 679—683.
Физиология прорастания семян бересклета // Состояние и перспективы изучения растительных ресурсов СССР. М.—Л. С. 264—274.

1959. Биология прорастания семян бересклета // Тр. БИН АН СССР. Сер. 4. № 13. С. 198—235.
О природе действия пониженной температуры на семена // Итоги и перспективы развития растений. М.—Л. С. 137—147.

1960. Изучение вторичного покоя семян // Тр. БИН АН СССР. Сер. 4. № 14. С. 138—166. (Совместно с Л. М. Козловой, В. Г. Юдиным).

1961. Зависимость дыхания покоящихся семян от температуры // Физиол. раст. Т. 8. № 1. С. 42—50. (Совместно с Ю. Ю. Каткевичем).

1962. Материалы к вопросу о влиянии условий произрастания растений на глубину покоя их семян // Тр. БИН АН СССР. Сер. 4. № 15. С. 133—147. (Совместно с Л. М. Козловой, В. Г. Юдиным).
Роль гиббереллина в нарушении покоя семян // Бот. журн. Т. 47. № 12. С. 1823—1835.

1963. Действие гиббереллина на прорастание семян древесных растений // ДАН СССР. Т. 150. Вып. 3. С. 680—689. (Совместно с В. Г. Юдиным).
Изучение физиологически активных веществ в покоящихся семенах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 4. № 16. С. 49—63. (Совместно с Т. В. Далецкой).
Die Physiologie der tiefen Samenruhe // Int. Symp. «Physiologie, Ökologie und Biochemie der Keimung». Greifswald. A-IV-7. S. 1—6.
Untersuchungen über die Rolle der Gibberelline bei der Brechung der Samenruhe // Там же. A-III-8. S. 1—6.

1964. Методы ускорения предпосевной подготовки семян древесных растений // Тр. БИН АН СССР. Сер. 4. № 17. С. 5—24. (Совместно с В. Г. Юдиным).
О природе вторичного покоя семян древесных растений // Бот. журн. Т. 49. № 12. С. 1706—1724. (Совместно с В. Г. Юдиным, Н. И. Инге-Вечтомовой, В. А. Царьковой).
Физиология глубокого покоя семян и значение температуры и аэрации для его преодоления // Матер. Науч. сессии «Биологические основы повышения качества семян сельскохозяйственных растений». М. С. 126—131.
The role of growth substances in seed germination // Proc. X Int. Bot. Congr. Edinburgh. P. 436. (Совместно с В. Г. Юдиным, Т. В. Далецкой).

1965. Значение температурных условий для нарушения покоя семян древесных растений // Общие закономерности роста и развития растений. Вильнюс. С. 253—257. (Совместно с В. Г. Юдиным).

Изучение роли ростовых веществ в прорастании покоящихся семян // Уч. зап. Ульяновск. пед. ин-та. Ульяновск. Т. 20. № 6. С. 92—104. (Совместно с В. Г. Юдиным, Т. В. Далецкой).

Физиология глубокого покоя семян // Общие закономерности роста и развития растений. Вильнюс. С. 243—251.

1966. Значение ухудшения условий аэрации при стратификации и прорастании семян некоторых древесных пород // Тр. БИН АН СССР. Сер. 4. № 18. С. 93—102. (Совместно с Е. Н. Поляковой).

Физиология глубокого покоя семян: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л. 38 с.

1967. Классификация типов органического покоя семян // Тез. докл. Междунар. симп. по древесным растениям. Чехословакия, Нитра. В-а-3/1. С. 127—130.

Физиология глубокого покоя семян. Л. 207 с.

Investigation of the role of gibberellins in breaking of seed dormancy // Int. Symp. «Physiologie, Ökologie und Biochemie der Keimung». Greifswald. A-III-8. S. 255—260.

Physiology of deep dormancy // Там же. A-IV-7. S. 337—345.

1968. Обнаружение растительного гормона дормина в покоящихся семенах // Бот. журн. Т. 53. № 7. С. 975—978. (Совместно с В. А. Царьковой, Е. Н. Поляковой).

1969. Изучение роли фитогормонов в покое семян // Тез. докл. II Биохимического съезда. Ташкент. С. 14. (Совместно с Т. В. Далецкой, Е. Н. Поляковой, В. А. Царьковой).

Классификация типов органического покоя семян // Сб. тр. Ульяновск. пед. ин-та. Ульяновск. С. 9—10.

О гормональной природе глубокого покоя семян (изучение роли β-индолилуксусной кислоты в покое семян) // Биохимия иммунитета и покоя растений. М. С. 206—215. (Совместно с Т. В. Далецкой, Е. Н. Поляковой).

Physiology of deep dormancy in seeds. Ysrael, Jerusalem. 220 p.

1970. A study of the effect of gibberellin A_3 on the seeds and embryos of *Fraxinus excelsior* // Int. Symp. of seed physiol. of woody plants. Poland, Körnik. P. 9—17. (Совместно с Т. В. Далецкой, А. Ахмедовым).

On the hormonal nature of the regulation of deep dormancy in seeds // Там же. P. 39—45.

1971. Анатомические изменения в процессе созревания и стратификации семян клена татарского // Бот. журн. Т. 56. № 3. С. 321—334. (Совместно с М. М. Лодкиной, А. И. Ляшук).

Способность к прорастанию семян клена татарского в зависимости от степени зрелости и содержания в них биологически активных веществ // Качество семян в связи с условиями их формирования при интродукции. Новосибирск. С. 7—15. (Совместно с Е. Н. Поляковой).

1972. О роли гиббереллловой кислоты ($ГК_3$) в нарушении глубокого покоя семян // Иммунитет и покой растений. М. С. 219—227. (Совместно с Т. В. Далецкой).

Условия прорастания семян дальневосточных видов семейства аралиевых и роль гиббереллина в нарушении их покоя // Бот. журн. Т. 57. № 9. С. 1082—1096. (Совместно с И. В. Грушвицким, В. А. Богдановой).

Физиологически активные вещества клена татарского в процессе формирования семян и вступления их в состояние покоя // Иммунитет и покой растений. М. С. 212—218. (Совместно с Е. Н. Поляковой, А. И. Ляшук и др.).

1973. Действие абсцизовой кислоты отдельно и в связи с другими гормонами на рост зародышей и прорастание семян клена татарского // Физиол. раст. Т. 20. № 6. С. 1117—1126. (Совместно с В. Н. Петровой, Т. В. Далецкой).

Действие гиббереллина и кинетина на рост зародышей и прорастание семян бересклета европейского и клена татарского // Физиол. раст. Т. 20. № 4. С. 714—720. (Совместно с Т. В. Далецкой, М. В. Разумовой, Н. Н. Кофановой).

Классификация типов органического покоя семян // Физиолого-биохимические проблемы семеноведения и семеноводства. Иркутск. С. 65—77.

Покой семян // Сельскохозяйственная энциклопедия. М. Т. 4. С. 1121—1122.

Послеуборочное дозревание // Там же. С. 1239—1240.

Роль температуры, гиббереллина и некоторых других гормонов в прорастании семян тюльпана // Бюл. ГБС. Вып. 89. С. 73—75. (Совместно с М. В. Разумовой).

1974. Влияние β-индолилуксусной кислоты на прорастание семян и рост зародышей и ее взаимодействие с другими гормонами // Физиол. раст. Т. 21. № 5. С. 919—928. (Совместно с Е. Н. Поляковой, Т. В. Далецкой и др.).

Газообмен и прорастание семян яблони в процессе созревания и стратификации // Тез. докл. XIX Междунар. конгр. по садоводству. Варшава. С. 8—11. (Совместно с Д. А. Кнапе).

Изменение активности ферментов в процессе стратификации семян яблони // Там же. С. 30—32. (Совместно с Б. Б. Янкелевич).

Изучение роли абсцизовой кислоты в покое семян клена татарского // Физиол. раст. Т. 21. № 2. С. 343—350. (Совместно с В. Н. Петровой).

К вопросу о природе физиологической карликовости зародышей покоящихся семян // Бот. журн. Т. 59. № 1. С. 14—23. (Совместно с М. М. Лодкиной, А. И. Ляшук).

Роль фитогормонов в процессах созревания и прорастания семян // Рост и гормональная регуляция жизнедеятельности растений. Иркутск. С. 187—207.

Effect of gibberellin and kinetin on germination of dormant seeds // Int. Symp. on Plant Growth Regulators. Poland, Torun. P. 12—15.

1975. Изменение активности ферментов в семенах яблони под влиянием стратификации // Физиол. раст. Т. 22. № 3. С. 633—635. (Совместно с Б. Б. Янкелевич).

Роль гормонов в нарушении глубокого покоя семян видов *Acer* в зависимости от степени их зрелости // Бот. журн. Т. 60. № 11. С. 1617—1622. (Совместно с М. В. Разумовой, Т. В. Далецкой).

Роль покровов в газообмене и прорастании покоящихся семян яблони (*Malus domestica* Borkh.) // Бот. журн. Т. 60. № 1. С. 26—39. (Совместно с Д. А. Кнапе).

The role of phytohormones in seed dormancy // XII Int. Bot. Congr. Abstracts. Leningrad, 1975. Vol. 2. P. 305.

1976. Возникновение покоя в семенах яблони в процессе созревания // Бот. журн. Т. 61. № 3. С. 421—427. (Совместно с Д. А. Кнапе).
The influence of phytohormones on the growth and peroxidase activity of apple embryos // Fruit Sci. Reports. Skierniewice. (Poland). Vol. 3. N 2. P. 1—4. (Совместно с Б. Б. Янкелевич).

1977. Влияние фитогормонов на рост зародышей и активность пероксидазы у яблони // Бюл. ГБС. Вып. 103. С. 83—86. (Совместно с Б. Б. Янкелевич).
Некоторые итоги изучения покоя семян // Бот. журн. Т. 62. № 9. С. 1350—1368.

1978. Биология прорастания семян, сформировавшихся в условиях Заполярья // Бюл. ГБС. Вып. 110. С. 80—82. (Совместно с В. Г. Юдиным).
Биология семян ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) различного географического происхождения // Бот. журн. Т. 63. № 8. С. 1155—1167. (Совместно с Н. С. Воробьевой).
О механизме торможения прорастания в семенах желтой акации // Физиол. раст. Т. 25. № 6. С. 1251—1261. (Совместно с Е. Н. Поляковой, М. В. Разумовой, Н. А. Аскоченской).
О роли гормонов в покое и прорастании семян // Метаболизм и механизм действия фитогормонов. Иркутск. С. 42—44. (Совместно с Е. Н. Поляковой, Н. С. Воробьевой).
(Рец.) А. В. Попцов. Биология твердосемянности // Бюл. ГБС. Вып. 109. С. 114—116.
Indoleacetic acid and other physiologically active substances in fruit and other plant seeds // Acta Horticult. «Growth regulators in fruit production». N 80. P. 177—180. (Совместно с Е. Н. Поляковой).

1979. Влияние низкой температуры на активность некоторых ферментов и прорастание семян акации желтой // ДАН СССР. Т. 244. Вып. 9. С. 778—780. (Совместно с Б. Б. Янкелевич).
Изучение роли абсцизовой кислоты и индольных соединений в покое семян видов ясеня // Физиол. раст. Т. 26. № 1. С. 137—146. (Совместно с Н. С. Воробьевой).
Изучение роли гибберелловой кислоты и кинетина в нарушении глубокого покоя семян *Acer tataricum* (*Aceraceae*) // Бот. журн. Т. 64. № 8. С. 1122—1128. (Совместно с Т. В. Далецкой, М. В. Разумовой).
Ускоренное проращивание покоящихся семян древесных растений. Л. 78 с.

1980. Семя // Жизнь растений. М. Т. 5. С. 84—91. (Совместно с А. П. Меликяном, Г. А. Комар).

1981. Влияние условий стратификации и фитогормонов на прорастание семян лимонника китайского и актинидии коломикта // Раст. ресурсы. Т. 17. № 4. С. 544—550. (Совместно с Г. К. Колотовой).
Действие гиббереллинов и цитокининов на прорастание семян с разным типом покоя // Роль температуры и фитогормонов в нарушении покоя семян. Л. С. 56—74. (Совместно с М. В. Разумовой).
Температура — важный фактор регулирования покоя семян // Там же. С. 6—32. (Совместно с С. Ф. Ляшуком).

1982. Покой семян // Физиология семян. М. С. 125—183.
Покой семян и факторы, его контролирующие // Физиология и биохимия покоя и прорастания семян. М. С. 72—96.

1983. Ростовые вещества в семенах миндаля горького и фисташки в процессе созревания // Бюл. ГБС. Вып. 128. С. 82—88. (Совместно с М. Г. Рафиевой).
Условия прорастания семян растений Крайнего Севера // Там же. С. 90—94. (Совместно с Х. А. Алексеевой, Т. В. Далецкой и др.).

1984. Биология прорастания семян видов рода *Berberis* (*Berberidaceae*) // Бот. журн. Т. 69. № 7. С. 925—931. (Совместно с Х. А. Алексеевой).
Изменение липолитической активности семян яблони в процессе стратификации // Физиол. и биохим. культурн. раст. Т. 16. № 6. С. 523—528. (Совместно с А. М. Беккер).
О роли косточки в торможении прорастания семян // Там же. С. 91—92. (Совместно с М. Г. Рафиевой).
Способность к прорастанию и покой семян в зависимости от степени зрелости // Проблемы развития семеноведения и семеводства интродуцентов. М. С. 31—38.

1985. Изменение активности липоксигеназы в процессе стратификации семян яблони // Физиол. и биохим. культурн. раст. Т. 17. № 1. С. 101—103. (Совместно с В. И. Барсуковым, А. М. Беккер).
Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л. 347 с. (Совместно с М. В. Разумовой, В. Н. Гладковой).

1986. Активность кислой фосфатазы при нарушении и индуцировании покоя в семенах клена татарского // Физиол. раст. Т. 33. № 6. С. 1130—1137. (Совместно с Е. Н. Поляковой, Т. В. Далецкой).

1987. Действие фузикокцина на прорастание семян, характеризующихся глубоким физиологическим покоем // ДАН СССР. Т. 293. Вып. 2. С. 510—512. (Совместно с Т. В. Далецкой).
Изучение возможности ускоренного проращивания семян древесных растений с глубоким покоем // Бот. журн. Т. 72. № 4. С. 480—489. (Совместно с Л. М. Поздовой, Е. Н. Поляковой и др.).
Особенности покоя семян у растений разных семейств // Тез. докл. VIII Всесоюз. совещ. «Вопросы обогащения генофонда в семеноведении интродуцентов». М. С. 86—86а.
Условия прорастания покоящихся семян видов рода *Trollius* (*Ranunculaceae*) и некоторых других редких и нуждающихся в охране растений // Бот. журн. Т. 72. № 2. С. 238—243. (Совместно с Т. В. Далецкой, Л. М. Поздовой и др.).

1988. Особенности прорастания семян растений из подклассов *Magnoliidae*, *Ranunculidae*, *Caryophyllidae* и *Hamamelididae* // Бот. журн. Т. 73. № 4. С. 508—521.

1989. Особенности прорастания семян растений из подклассов *Dilleniidae*, *Rosidae*, *Lamiidae* и *Asteridae* // Бот. журн. Т. 74. № 5. С. 651—667.
Особенности прорастания семян растений из класса *Liliopsida* // Бот. журн. Т. 74. № 12. С. 1701—1710.

1990. Изменение изоферментного состава кислой фосфатазы при нарушении покоя семян клена татарского // Физиол. раст. Т. 37. № 4. С. 704—711.

(Совместно с Е. Н. Поляковой).
Особенности прорастания семян голосеменных // Бот. журн. Т. 75. № 12. С. 1648—1656.

1991. Участвует ли абсцизовая кислота в регуляции процессов формирования и прорастания семян? // Бот. журн. Т. 76. № 8. С. 1144—1150.

1992. Долговременное хранение семян дикорастущих видов растений, биологические свойства семян. Пущино. 36 с. (Совместно с Т. В. Далецкой, В. Л. Тихоновой).

1993. Покой семян и способы его преодоления // Онтогенез. Т. 24. № 4. С. 75—86.
Участвует ли абсцизовая кислота в регуляции процессов формирования и покоя семян? // Онтогенез. Т. 24. № 6. С. 83—91.

Список книг и сборников, вышедших под редакцией М. Г. Николаевой

1979. Методы определения фитогормонов и фенолов в семенах. Л.: Наука. 80 с.

1981. Роль температуры и фитогормонов в нарушении покоя семян. Л.: Наука. 159 с.

1982. Физиология и биохимия покоя и прорастания семян. М.: Колос. 495 с.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Л. М. Поздова, Е. Н. Полякова, М. В. Разумова

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 V 1994

CONTENTS

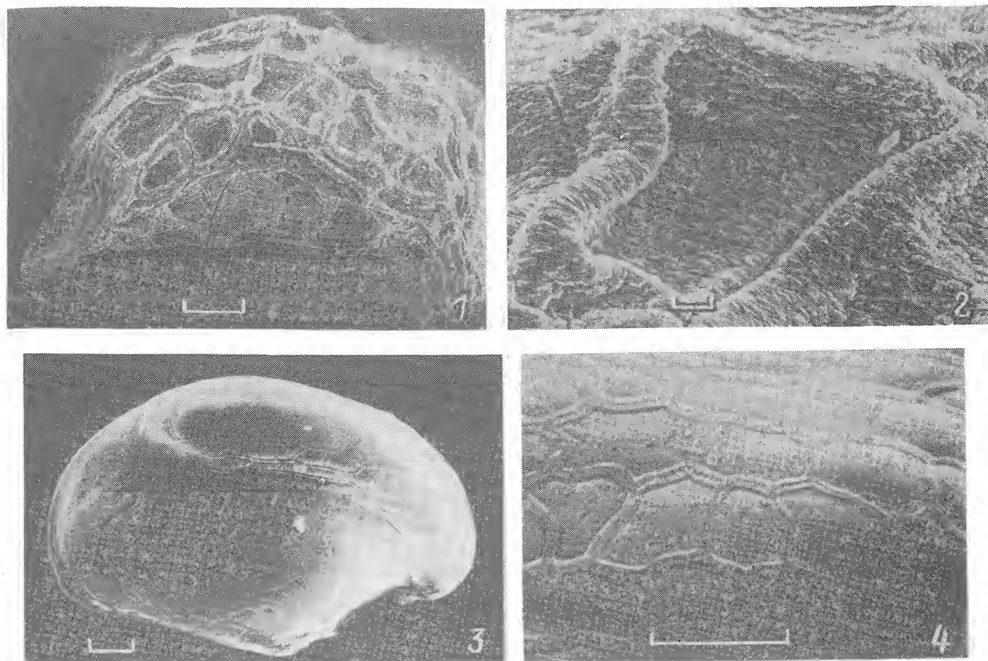


Таблица. Семена *Choristylis rhamnoides* (*1*, *2*) и *Itea virginica* (*3*, *4*).
1, *3* — общий вид; *2*, *4* — фрагменты структуры поверхности. Масштабная линейка: *1—4* — 100 мкм.

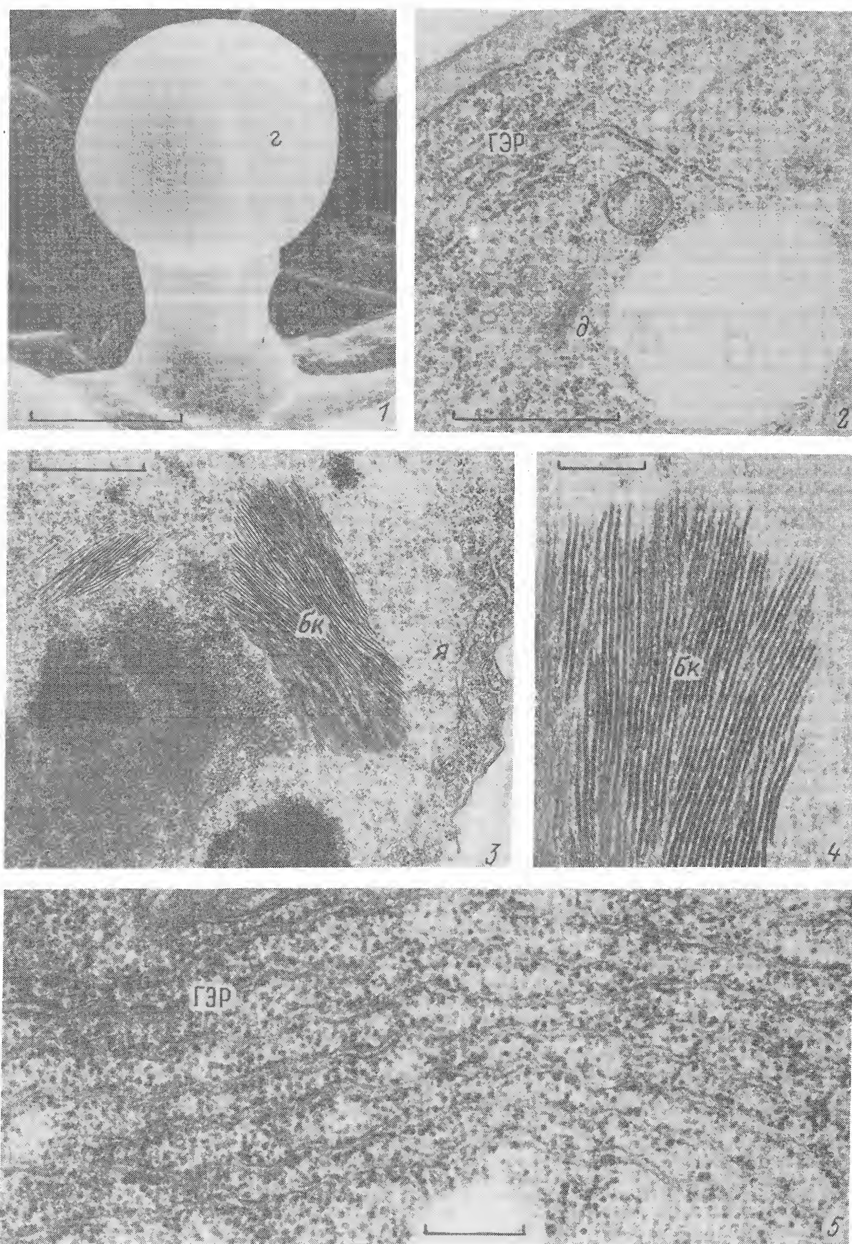


Таблица I.

1 — головчатый железистый волосок *Nepeta cataria*; *2* — фрагмент клетки головки железистого волоска *N. cataria*, стадия деления; *3* — ядро в головке железистого волоска *Dracocephalum moldavica*, стадия пролиферации ГЭР; *4* — фрагмент кристалла в ядре головки железистого волоска *D. moldavica*; *5* — эргастоплазма в клетке головки железистого волоска *Nepeta cataria*, стадия пролиферации ГЭР. *бк* — белковый кристалл, *г* — головка, ГЭР — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *д* — диктиосома, *я* — ядро. Масштабная линейка: *1* — 10; *2*, *5* — 1; *3* — 0.5; *4* — 0.1 мкм.

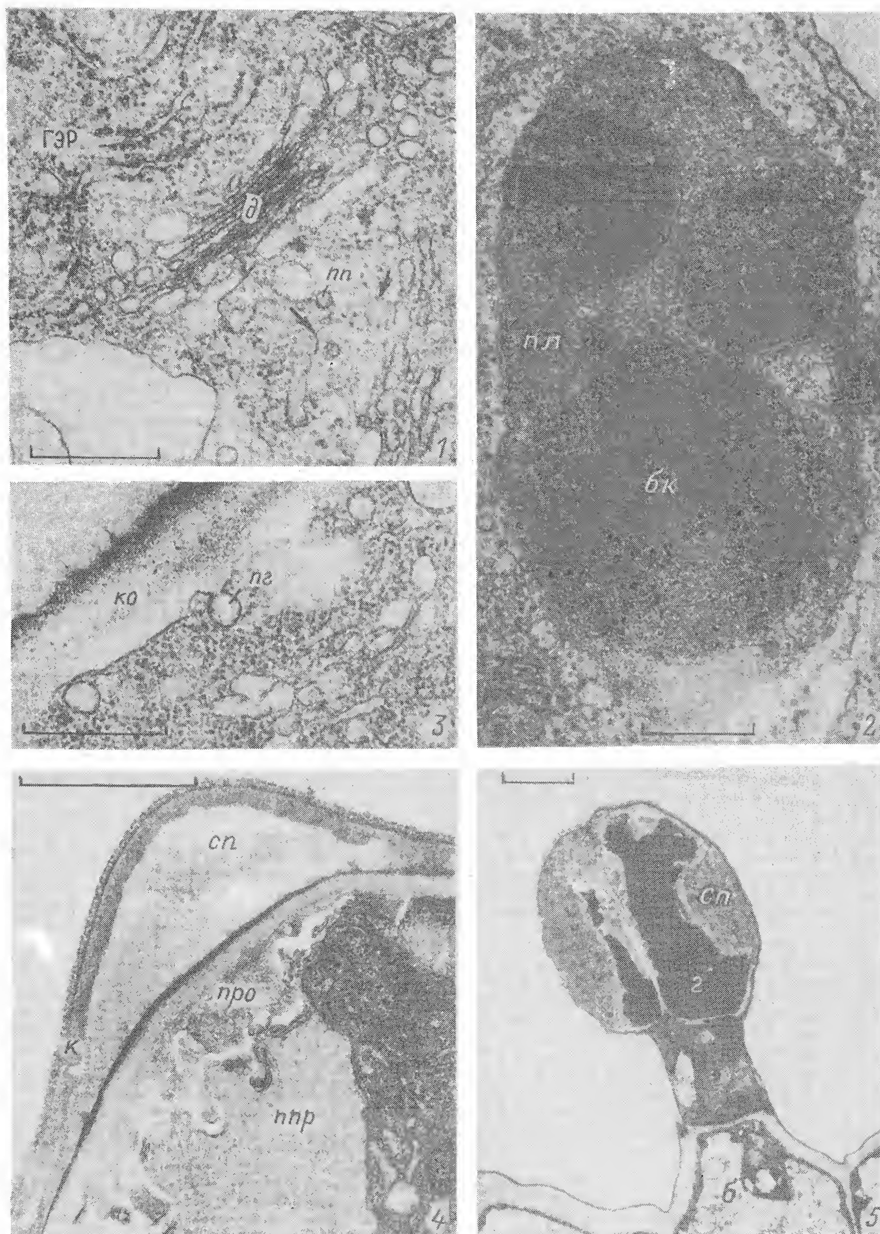


Таблица II.

1 — предположительно промежуточные цистерны эндоплазматического ретикулума, промежуточные пузырьки и диктиосомы в клетке головки железистого волоска *Dracocephalum moldavica*, стадия пролиферации ГЭР (стрелками указаны рибосомы); *2* — пластиды в головке железистого волоска *Nepeta cataria*, стадия пролиферации ГЭР; *3* — пузырьки Гольджи в клетке головки железистого волоска *Dracocephalum moldavica*, стадия пролиферации ГЭР; *4* — субкутикулярная полость и периплазматическое пространство в головке железистого волоска *D. moldavica*, стадия активной секреции; *5* — железистый волосок *Nepeta cataria*, стадия старения. *б* — базальная клетка, *бк* — белковый кристалл, *г* — клетка головки, ГЭР — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *д* — диктиосома, *к* — кутикула, *ко* — клеточная оболочка, *пг* — пузырек Гольджи, *пл* — пластида, *пп* — промежуточный пузырек, *ппр* — периплазматическое пространство, *про* — протуберанец клеточной оболочки, *сп* — субкутикулярная полость. Масштабная линейка: *1, 2, 4* — 1; *3* — 0.5; *5* — 4 мкм.

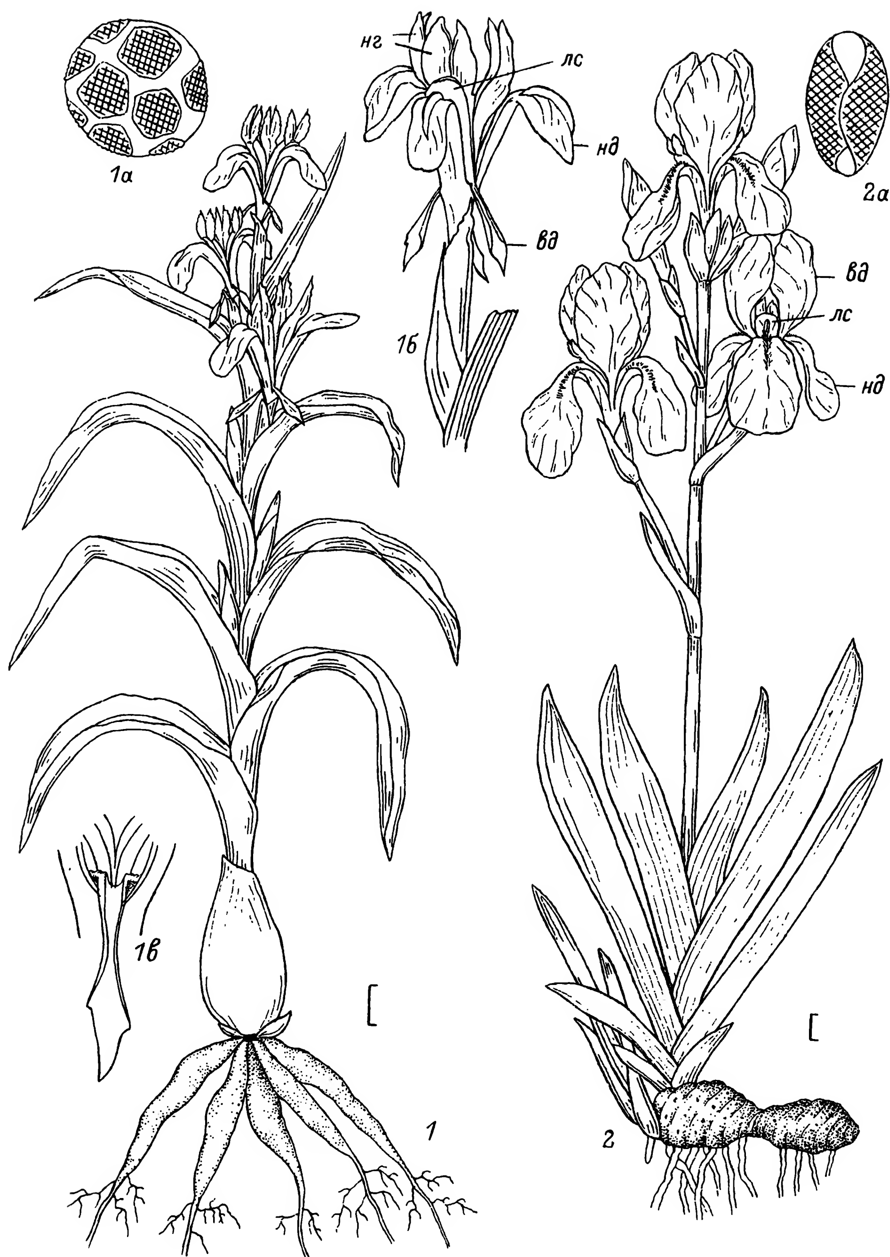


Таблица. *Juno bucharica* (*1*) и *Iris germanica* (*2*).

1, 2 — общий вид; *1а, 2а* — пыльцевые зерна; *1б* — цветок; *1в* — деталь цветка. *вд* — внутренняя доля околоцветника, *лс* — лопасть столбика, *нг* — надрыльцевые гребни, *нд* — наружная доля околоцветника. Масштабная линейка — 1 см.

СОДЕРЖАНИЕ

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1994. Т. 79. № 9. С. 1—128.